
Année 2021

**HIBERNATION CHEZ LE HÉRISSON D'EUROPE
(*ERINACEUS EUROPAEUS*) – ANALYSE DES DONNÉES
COLLECTÉES DANS LE CENTRE DE SOINS AUX ANIMAUX
DE LA FAUNE SAUVAGE DE L'ÉCOLE NATIONALE
VÉTÉRINAIRE D'ALFORT (2017 – 2019)**

THÈSE

pour obtenir le diplôme d'État de

DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

présentée et soutenue publiquement devant

la Faculté de Médecine de Créteil (UPEC)

le 15 décembre 2021

par

Léna, Caroline, DUMORTIER

née le 13 Juillet 1996 à Villeneuve-la-Garenne (Hauts-de-Seine)

sous la direction de

Pascal ARNÉ

JURY

Présidente du jury :	Mme Fanny PILOT-STORCK	Professeure à l'EnvA
Directeur de thèse :	M. Pascal ARNÉ	Maître de Conférences à l'EnvA
Examinateur 1 :	M. Grégory JOUVION	Professeur à l'EnvA

Liste des personnes intervenant dans l'enseignement

Directeur : Pr Christophe Degueurce

Directeur des formations : Pr Henry Chateau

Directrice de la scolarité et de la vie étudiante : Dr Catherine Colmin

Professeurs émérites : Pr Pascal Fayolle, Pr Bernard Paragon

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs C. Pilet, B. Toma,

A.-L. Parodi, R. Moraillon, J.-P. Cotard, J.-P. Mialot & M. Gogny

Département d'Elevage et de Pathologie des Équidés et des Carnivores (DEPEC)

Chef du département : Pr Grandjean Dominique - Adjoint : Pr Blot Stéphane

Discipline : anesthésie, réanimation, urgences, soins intensifs - Pr Verwaerde Patrick	Unité pédagogique de médecine et imagerie médicale - Dr Benchekroun Ghita, Maître de conférences - Pr Blot Stéphane* - Dr Canonne-Guibert Morgane, Maître de conférences - Dr Freiche-Legros Valérie, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Maurey-Guénet Christelle, Maître de conférences - Dr Mortier Jérémie, Maître de conférences associé
Discipline : cardiologie - Pr Chetboul Valérie - Dr Saponaro Vittorio, Praticien hospitalier contractuel	Unité pédagogique de médecine de l'élevage et du sport - Dr Cabrera Gonzales Joaquin, Chargé d'enseignement contractuel - Pr Fontbonne Alain - Pr Grandjean Dominique* - Dr Maenhoudt Cindy, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Nudelmann Nicolas, Maître de conférences - Dr Ribeiro dos Santos Natalia, Praticienne hospitalier contractuelle
Discipline : nouveaux animaux de compagnie - Dr Pignon Charly, Ingénieur de recherche - Praticien hospitalier - Dr Volait Laetitia, Praticienne hospitalier contractuelle	Unité pédagogique de pathologie chirurgicale - Dr Decambron Adeline, Maître de conférences - Pr Manassero Mathieu - Dr Maurice Emeline, Assistante d'Enseignement et de Recherche Contractuelle - Pr Viateau-Duval Véronique*
Discipline : dermatologie - Dr Cochet-Faivre Noëlle, Praticienne hospitalier contractuelle	
Discipline : ophtalmologie - Dr Chahory Sabine, Maître de conférences	
Unité pédagogique de clinique équine - Pr Audigé Fabrice - Dr Bertoni Lélia, Maître de conférences - Dr Coudry Virginie, Praticienne hospitalier contractuelle - Pr Denoix Jean-Marie - Dr Giraudet Aude, Ingénierie de recherche - Praticienne hospitalier - Dr Jacquet Sandrine, Ingénierie de recherche - Praticienne hospitalier - Dr Mespoulèdes-Rivièvre Céline, Ingénierie de recherche-Praticienne hospitalier* - Dr Moiroud Claire, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Tallaj Amélie, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Tanquerel Ludovic, Chargé d'enseignement contractuel	

Département des Productions Animales et de Santé Publique (DPASP)

Chef du département : Pr Millemann Yves - Adjoint : Pr Dufour Barbara

Unité pédagogique d'hygiène, qualité et sécurité des aliments - Dr Bolnot François, Maître de conférences* - Pr Carlier Vincent - Dr Gauthier Michel, Maître de conférences associé - Dr Mtimet Narjes, Chargée d'enseignement contractuelle	Unité pédagogique de reproduction animale - Dr Constant Fabienne, Maître de conférences* - Dr Denis Marine, Chargée d'enseignement contractuelle - Dr Desbois Christophe, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - Dr Mauffré Vincent, Maître de conférences
Unité pédagogique de maladies réglementées, zoonoses et épidémiologie - Dr Crozet Guillaume, Chargé d'enseignement contractuel - Pr Dufour Barbara* - Dr Guétin Poirier Valentine, Chargée d'enseignement contractuelle - Pr Haddad/Hoang-Xuan Nadia - Dr Rivière Julie, Maître de conférences	Unité pédagogique de zootechnie, économie rurale - Dr Arné Pascal, Maître de conférences - Dr Barassin Isabelle, Maître de conférences - Dr De Paula Reis Alline, Maître de conférences* - Pr Grimard-Ballif Bénédicte - Pr Ponter Andrew
Unité pédagogique de pathologie des animaux de production - Pr Adjou Karim - Dr Belbis Guillaume, Maître de conférences* - Dr Delsart Maxime, Maître de conférences associé - Pr Millemann Yves - Dr Plassard Vincent, Praticien hospitalier contractuel - Dr Ravary-Plumioën Bérangère, Maître de conférences	Rattachée DPASP - Dr Wolgust Valérie, Praticienne hospitalier contractuelle

Département des Sciences Biologiques et Pharmaceutiques (DSBP)

Chef du département : Pr Desquillet Loïc - Adjoint : Pr Pilot-Storck Fanny

Unité pédagogique d'anatomie des animaux domestiques - Pr Chateau Henry - Pr Crevier-Denoix Nathalie - Pr Robert Céline*	Unité de parasitologie, mycologie - Dr Blaga Radu, Maître de conférences (rattaché au DPASP) - Pr Guillot Jacques - Dr Polack Bruno, Maître de conférences* - Dr Risco-Castillo Veronica, Maître de conférences
Unité pédagogique de bactériologie, immunologie, virologie - Pr Boulouis Henri-Jean - Pr Eloït Marc - Dr Lagrée Anne-Claire, Maître de conférences - Pr Le Poder Sophie - Dr Le Roux Delphine, Maître de conférences*	Unité pédagogique de pharmacie et toxicologie - Dr Kohlhauer Matthias, Maître de conférences - Dr Perrot Sébastien, Maître de conférences* - Pr Tissier Renaud
Unité pédagogique de biochimie, biologie clinique - Pr Bellier Sylvain* - Dr Deshuijers Pierre, Maître de conférences	Unité pédagogique de physiologie, éthologie, génétique - Dr Chevallier Lucie, Maître de conférences (Génétique) - Dr Crépeaux Guillemette, Maître de conférences (Physiologie, Pharmacologie) - Pr Gilbert Caroline (Ethologie) - Pr Pilot-Storck Fanny (Physiologie, Pharmacologie)* - Pr Tiret Laurent (Physiologie, Pharmacologie)* - Dr Titeux Emmanuelle (Ethologie), Praticienne hospitalier contractuelle
Unité pédagogique d'histologie, anatomie pathologique - Dr Cordonnier-Lefort Nathalie, Maître de conférences - Pr Fontaine Jean-Jacques - Dr Jouvin Grégory, Professeur associé - Dr Reyes-Gomez Edouard, Maître de conférences*	Rattachée DSBP - Mme Dalaine Stéphanie, Professeur agrégée (Sciences de la Vie et de la Terre)
Unité pédagogique de management, communication, outils scientifiques - Mme Conan Muriel, Professeur certifié (Anglais) - Pr Desquillet Loïc, (Biostatistique, Épidémiologie) - Dr Legrand Chantal, Maître de conférences associée - Dr Marignac Geneviève, Maître de conférences* - Dr Rose Hélène, Maître de conférences associée	* responsable d'unité pédagogique

Remerciements

A la Présidente du Jury de cette thèse, Mme Fanny PILOT-STORCK, Professeure à l'EnvA

Sincères remerciements pour avoir accepté cette présidence, pour votre enthousiasme et votre bienveillance.

A M. Pascal ARNÉ, Maitre de conférences à l'EnvA,

Sincères remerciements pour m'avoir accompagnée tout au long de cette thèse, pendant plus de quatre ans, pour vos corrections attentives et vos conseils avisés.

A M. Grégory JOUVION, Professeur à l'EnvA,

Sincères remerciements pour avoir accepté si promptement de faire partie du jury de cette thèse.

Au Dr Cécile LE BARZIC,

Sincères remerciements pour avoir activement participé à la création des protocoles et au suivi des animaux, pour avoir toujours répondu à mes questions et pour le partage généreux de votre savoir.

Aux personnel, bénévoles et étudiants du CEDAF,

Merci pour tout le temps consacré à la collecte des données, sans vous cette thèse n'aurait pas vu le jour.

Table des matières

Liste des figures.....	5
Liste des tableaux	9
Liste des abréviations.....	13
Introduction	15
Première partie : bibliographie.....	19
1. Caractéristiques principales de la biologie du hérisson d'Europe	19
A. <i>Classification</i>	19
B. <i>Aire de répartition</i>	19
C. <i>Eléments d'anatomie</i>	20
D. <i>Eléments de physiologie et d'écologie</i>	23
2. Le hérisson au Centre Hospitalier Universitaire Vétérinaire de la Faune Sauvage (CHUV-FS)	24
A. <i>Définition réglementaire et objectif des centres de soins</i>	24
B. <i>Activité du CHUV-FS concernant le hérisson</i>	25
C. <i>Problématique de l'hibernation en centre de soins</i>	29
3. Conditions de mise en place de l'hibernation.....	29
A. <i>Conditions extérieures</i>	29
a. Saison	29
b. Température extérieure.....	30
c. Diminution de la disponibilité des ressources alimentaires	32
d. Réduction de la photopériode	35
e. Influence d'une combinaison de plusieurs conditions environnementales	35
B. <i>Préparation du hérisson</i>	36
a. Constituer ou trouver des hibernacula	36
b. Prise de poids et notamment de masse adipeuse	37
c. Augmentation de la fréquence des phases de torpeur.....	40
4. Hibernation.....	41
A. <i>Perturbations systémiques</i>	41
a. Baisse de la température corporelle.....	41
b. Modifications hormonales	42
c. Modification des activités cellulaires	43
d. Source d'énergie	44
B. <i>Dépression de nombreuses fonctions métaboliques</i>	46
a. Maintien de la perfusion tissulaire malgré des modifications des fonctions cardio-respiratoires.....	46
b. Diminution des capacités digestives et urinaires.....	48
c. Mécanisme de ralentissement des dommages au système nerveux	49
d. Lutte contre l'atrophie musculaire	49
e. Dépression immunitaire	50
5. Reprise d'activité de l'organisme	51
A. <i>Mécanismes permettant la reprise d'activité</i>	51
a. Tissu adipeux brun permettant un réchauffement efficace.....	51
b. Autres mécanismes en jeu	53
B. <i>Réveils en cours d'hibernation, une reprise d'activité temporaire</i>	54
a. Fréquence et déroulé	55
b. Changement d'hibernaculum	55
c. Influence des facteurs environnementaux.....	58
d. Prise alimentaire	59

e. Entretien de l'organisme au niveau microscopique	59
C. Sortie d'hibernation	60
6. Conséquences : avantages et inconvénients pour l'espèce.....	61
A. Dépense énergétique.....	61
B. Perte de poids	63
C. Susceptibilité aux dangers biologiques et chimiques	64
D. Mortalité	64
7. Variations	66
A. Entre les sexes.....	66
B. Selon les activités humaines.....	68
8. Expérimentation sur l'hibernation du hérisson d'Europe	69
Deuxième partie : étude expérimentale	75
1. Introduction	75
2. Matériels et méthodes	76
A. Critères d'inclusion des hérissons	76
B. Conditions d'hébergement dans le secteur « hibernation ».....	78
a. Clapiers.....	78
b. Alimentation	81
c. Suivi indirect de l'état de santé des hérissons	82
C. Relevé de données individuelles	83
D. Analyses statistiques.....	86
a. Effectifs généraux	86
b. Définition des paramètres d'hibernation utilisés	89
c. Conditions utilisées pour le choix des analyses statistiques	90
3. Résultats	90
A. Descriptions de l'hibernation et des températures observées	90
a. L'hibernation au niveau individuel	90
b. L'hibernation au niveau collectif	92
c. Relevés de température	94
d. Mortalité et autres sorties du suivi d'hibernation	101
B. Caractéristiques environnementales et hibernation.....	103
a. Influence de la température sur l'hibernation	103
b. Influence de la variation des températures ambiantes sur l'hibernation.....	104
c. Influence de la quantité d'aliment distribuée initialement sur l'hibernation	105
d. Influence de la quantité d'aliment reçue sur l'hibernation.....	105
e. Influence de la pesée sur l'hibernation.....	105
f. Influence de la localisation du hérisson dans la pièce.....	106
C. Caractéristiques individuelles préalables à l'hibernation et paramètres de l'hibernation	106
a. Influence du sexe sur les paramètres de l'hibernation	106
b. Influence de l'âge sur les paramètres de l'hibernation	107
c. Influence de l'état de santé avant hibernation sur les paramètres de l'hibernation	109
d. Influence de l'état de santé au cours de l'hibernation sur les paramètres de l'hibernation.....	110
e. Influence du poids à l'entrée en clapier/cage sur les paramètres de l'hibernation	112
f. Influence du poids en début d'hibernation sur les paramètres de l'hibernation	112
g. Influence du score de Bunnel sur les paramètres de l'hibernation	114
h. Influence de la durée d'hospitalisation sur les paramètres de l'hibernation	114
D. Caractéristiques individuelles associées à l'hibernation	116
a. Gain de poids selon les caractéristiques individuelle	116
b. Poids selon les caractéristiques de l'hibernation.....	121
4. Discussion.....	124
A. Limites du protocole, de son déroulé et des analyses statistiques.....	124
a. Limites et modification du protocole	124

b. Données manquantes ou erronées	125
c. Simplification des analyses statistiques	127
<i>B. Bilan des résultats et comparaison avec la littérature existante</i>	<i>127</i>
a. Paramètres environnementaux et autres facteurs externes	128
b. Paramètres individuels.....	130
<i>C. Applications concrètes et perspectives de recherches.....</i>	<i>135</i>
Conclusion.....	141
Liste des références bibliographiques	143
Annexe 1	147
Annexe 2	149
Annexe 3	152

Liste des figures

Figure 1 : Bilan des observations hebdomadaires de hérissons dans des jardins de particulier dans l'expérience de Gazzard et Baker (2020), de novembre 2017 à avril 2018.....	16
Figure 2 : Arbre phylogénétique des ordres de Mammifères manifestant des phases de torpeur <i>sensu lato</i> . Chaque feuille correspond à une famille de ce groupe et est colorée si un tel mécanisme a été décrit au sein de cette famille. Les ordres au sein desquels ce phénomène n'a pas été observé ne figurent pas ici (Melvin et Andrews, 2009).	17
Figure 3 : Carte de répartition du hérisson d'Europe. En jaune sont indiquées les zones de présence (Mennessier, 2013, d'après Morris et Berthoud, 1992 ; Smith, 1999 ; Chesne, 2012).	20
Figure 4 : Appareil génital des hérissons et sexage. La femelle se trouve à gauche et le mâle à droite (Denaes, 2019).....	21
Figure 5 : Morphologie d'un hérisson subadulte mâle anesthésié et placé en décubitus latéral gauche (Denaes, 2019).....	22
Figure 6 : Muscles peauciers du hérisson permettant la posture "en boule". A : Schématisation de l'ensemble des muscles, vue latérale. B : Schématisation d'une posture en boule partielle. C : Schématisation d'une posture en boule complète (Denaes, 2019 d'après Reeve, 1994).....	22
Figure 7 : Hérisson « en boule », « muscles » désigne le <i>fronto-dorsalis</i> et le <i>panniculus carnosus</i> (Mennessier, 2013 d'après Morris et Berthoud, 1992).	23
Figure 8 : Schéma représentant le circuit d'un animal au CEDAF. Le circuit classique est noté en noir ; les circuits annexes sont en pointillés et en couleurs (Laurent, 2018).....	26
Figure 9 : Répartition des causes d'entrée connues parmi les hérissons d'Europe reçus au CEDAF en 2017 (Laurent, 2018).....	28
Figure 10 : Nombre de hérissons observés et conditions climatiques en fonction du temps (d'après Parkes, 1975).....	31
Figure 11 : Voies métaboliques majeures constituées par la glycolyse, le cycle de Krebs et la chaîne respiratoire, permettant la formation de NADH et d'ATP grâce à l'oxydation de glucose et d'acides gras (Olivier, 2013).....	33
Figure 12 : Schéma bilan des différents processus impliqués dans la mise en place de la torpeur aux niveaux cellulaire et moléculaire, permettant notamment de connecter réduction des ressources alimentaires, torpeur et mécanismes de protection cellulaire (Melvin et Andrews, 2009).....	34
Figure 13 : Schématisation de la construction d'un <i>hibernaculum</i> par le hérisson (Denaes, 2019, d'après Reeve, 1994).	36
Figure 14 : Température ambiante (Ta) et température corporelle (Tc) chez un hérisson au mois de septembre et octobre, relevées par Vignault et Saboureau (1993).	41
Figure 15 : Représentation de la chaîne respiratoire mitochondriale permettant à l'ATP-synthase de produire de l'ATP grâce au gradient de protons (H+) produit à partir de dioxygène (O ₂) et de NADH	

ainsi que du découplage de ce système par UCP produisant de la chaleur dans le tissu adipeux brun (d'après Jaufomar, 2008).....	52
Figure 16 : Consommation de dioxygène chez un hérisson en hibernation en phase de réveil délimitée par deux flèches, la première bornant la fin de la torpeur et la seconde la reprise du métabolisme euthermique (Webb et Ellison, 1998).....	54
Figure 17 : Relevés de la température corporelle d'un hérisson en période d'hibernation, montrant de courtes phases d'euthermie périodiques (courbe supérieure). La courbe inférieure représente la température extérieure (Vignault et Saboureau, 1993).	55
Figure 18 : Relevés des occupations d' <i>hibernacula</i> , les nombres inscrits dans les barres horizontales indiquant le nombre de jours d'occupation. Les lignes bleues verticales indiquent la période considérée comme période d'hibernation, précédée de la pré-hibernation et suivie de la post-hibernation. Les nids marqués en gris foncé ne sont donc pas considérés comme utilisés pendant l'hibernation.....	57
Figure 19 : Relevés de la température corporelle d'un hérisson à la fin de la période d'hibernation (TC). On peut y voir un réveil transitoire en cours d'hibernation puis la sortie d'hibernation avec maintien de la température dans les normes de l'espèce en activité, bien au-dessus de la température ambiante (TA) (Vignault et Saboureau, 1993).	60
Figure 20 : Relevés des phases de réveil (noir) et de torpeur (blanc) chez cinq mâles et quatre femelles adultes entre septembre (IX) et mars (III), deux années consécutives différentes entre les mâles et les femelles (Vignault et Saboureau, 1993).....	68
Figure 21 : Mesure de la circonférence longitudinale chez un hérisson d'Europe dans l'objectif de calculer son score de Bunnel (Bunnel, 2002).	76
Figure 22 : Frise chronologique regroupant les principales dates des deux premières saisons d'hibernation.....	77
Figure 23 : Schéma de la zone « réhabilitation » du centre de soins de la faune sauvage de l'EnvA de 2017 à 2020 (Laurent, 2018, d'après Arné).	78
Figure 24 : Photographie de l'extérieur de la pièce correspondant au « secteur d'hibernation » donnant sur la zone de « réhabilitation » du CEDAF (Pascal Arné).	79
Figure 25 : Photographies du secteur « hibernation » prises du côté de l'entrée, montrant notamment à gauche des exemples de cages métalliques et à droite des clapiers en béton (Pascal Arné)....	80
Figure 26 : Schéma de l'emplacement des clapiers bétons (groupe 3 et 4, sauf 11, 12 et 13) et cages métalliques d'hibernation des hérissons. Ceux-ci étaient superposés sur deux à quatre étages selon les zones. Les numéros indiquent les groupes des emplacements individuels utilisés pour les analyses statistiques. Des thermomètre ◊ étaient installés, l'un contre la cloison à l'extérieur, l'autre au milieu de la pièce contre un pilier métallique.....	80
Figure 27 : Modèle pour la mise en place d'une cage : le plancher est couvert de copeaux de de bois, un abri est rempli de paille pour la confection du nid du hérisson et des gamelles contenant de l'eau ou des croquettes sont placées à l'avant côté observateur. La grille de la porte a été ôtée pour plus de lisibilité (photographie personnelle).	81

Figure 28 : Modèle définitif de feuille de relevé hebdomadaire des données d'hibernation, une ligne correspondant à un individu en secteur d'hibernation.....	82
Figure 29 : « Cahier de bord » mis en place dès le deuxième hiver permettant la transmission et la conservation d'informations concernant les mouvements de hérissons en secteur hibernation et les anomalies ou absence d'anomalie observées.....	83
Figure 30 : Deuxième et troisième pages du dossier clinique « mammifère » utilisé au centre de soins de 2017 à 2020 (Laurent, 2018).....	84
Figure 31 : Photographie d'un des thermomètres utilisés pour mesurer quotidiennement les températures minimales et maximales dans le secteur hibernation avec des indications concernant son utilisation.	85
Figure 32 : Exemple de profils d'hibernation de quatre individus au cours de l'hiver 2017-2018. Les barres bleues correspondent aux périodes d'activité et les zones blanches à des périodes de torpeur. Des flèches indiquent les début et fin d'hibernation.	91
Figure 33 : Proportion de hérissons en torpeur parmi tous les hérissons présents chaque jour (les effectifs peuvent varier d'un jour à l'autre et étaient plus faibles aux extrémités des graphiques, notamment les premiers jours de chaque saison d'hibernation). Les pics de torpeur sont soulignés par une accolade orange. Les morts sont indiqués par Ø	93
Figure 34 : Relevé des températures minimales et maximales dans la pièce contenant les clapiers/cages (intérieure) et à l'extérieur de cette pièce au cours de la saison 2017 - 2018. A : extérieur, B : intérieur.	95
Figure 35 : Relevé des températures minimales et maximales dans la pièce contenant les clapiers/cages (intérieure) et à l'extérieur de cette pièce au cours de la saison 2018 - 2019. A : intérieur B : extérieur.	96
Figure 36 : Relevé des températures minimales et maximales dans les nids des emplacements 1 (A) et 11 (B).....	98
Figure 37 : Relevé des températures maximales de la pièce et relevées dans les nids aux emplacements 1 (A) et 11 (B) mis en parallèle avec l'activité observée chez les hérissons concernés (une barre d'histogramme correspondant à un jour où le hérisson est actif).	99
Figure 38 : Nombre de hérissons en torpeur parmi 21 individus, selon la température ambiante moyenne, au cours de la première saison d'hibernation. Un point représente un couple température-nombre de hérisson en torpeur, mesuré sur une journée.	104
Figure 39 : Nombre de hérissons en torpeur parmi 28 individus, selon la température ambiante moyenne au cours de la seconde saison d'hibernation. Un point représente un couple température-nombre de hérisson en torpeur, mesuré sur une journée.	104
Figure 40 : Poids en début d'hibernation selon le poids lors de la mise en cage ou clapier. Hiver 1 : 83 hérissons, hiver 2 : 87 hérissons.	114
Figure 41 : Ensemble des poids mesurés chez les hérissons au cours de la première saison et courbe de tendance associée. Les pesées irrégulières et peu fréquentes n'ont pas permis un regroupement par semaine et le calcul d'écart-types.	117

Figure 42 : Courbe de tendance et écarts-types par semaine des poids mesurés chez tous les hérissons au cours de la deuxième saison d'hibernation. La ligne bleue verticale indique le changement de protocole.....	117
Figure 43 : Exemples de relevés de poids de dix hérissons au cours de la saison d'hibernation le premier hiver.	118
Figure 44 : Exemples de relevés de poids de treize hérissons au cours de la saison d'hibernation le deuxième hiver. A partir du 22 janvier (ligne bleue) ont débuté les pesées hebdomadaires et l'augmentation de la ration alimentaire de 30 à 50 g pour la majorité des individus : seuls les trois individus dont une partie de la courbe a été encadrée en rouge ont bénéficié d'une augmentation anticipée de 30 à 50 g (le 3 janvier).....	118
Figure 45 : Exemples de courbes des variations de poids de quatre hérissons (A, B, C, D), mis en parallèle avec leur profil d'activité (barres bleues).	119
Figure 46 : Gain de poids quotidien en fonction du poids à l'entrée en hibernation chez les hérissons au cours des deux hivers.....	120
Figure 47 : Poids en fin d'hibernation en fonction des poids des hérissons en début d'hibernation. Année 1 : 64 hérissons, année 2 : 57 hérissons.	122
Figure 48 : Gain de poids (%) en fonction du taux de torpeur (%) des hérissons au cours de chaque hiver.	122
Figure 49 : Perte de poids quotidienne en fonction du poids à l'entrée en hibernation (South <i>et al.</i> , 2020b).....	132
Figure 50 : Perte de poids (%) en fonction du taux de torpeur (%) des hérissons (South <i>et al.</i> , 2020b).	133

Liste des tableaux

Tableau 1 : Classification du hérisson d'Europe (d'après Mennessier, 2013).....	19
Tableau 2 : Principales conditions d'entretien du hérisson d'Europe au CEDAF, d'après Laurent, 2018.....	27
Tableau 3 : Moyennes et médianes des différents temps passés au CEDAF en 2017 pour les hérissons relâchés, et comparaison avec les moyennes et médianes concernant les autres mammifères (Laurent, 2018). La réhabilitation inclut les phases d'hibernation éventuelles.	28
Tableau 4 : Nombre et pourcentage de hérissons d'Europe reçus au CEDAF en 2017 selon leur âge (Laurent, 2018).....	29
Tableau 5 : Effet des conditions climatiques sur le nombre de hérissons détectés par heure de prospection. La limite de température utilisée entre « chaud » et « froid » est de 8°C ; les jours humides correspondent <i>a priori</i> aux jours comprenant des averses. L'étude comporte des relevés sur 1,5 ans dont un hiver austral (d'après Parkes, 1975).....	32
Tableau 6 : Poids de hérissons adultes avant et après l'engraissement de pré-hibernation observés dans différents pays.	39
Tableau 7 : Poids minimal observé sur le terrain ou supposé nécessaire permettant de survivre à l'hibernation.....	40
Tableau 8 : Exemples d'études sur le hérisson incluant une torpeur naturelle induite par les conditions environnementales extérieures de l'hiver (première partie).....	70
Tableau 9 : Exemples d'études sur le hérisson incluant une torpeur expérimentale induite par des conditions environnementales fixées artificiellement en intérieur (première partie).....	72
Tableau 10 : Effectifs selon le sexe, la catégorie d'âge (à l'admission au CEDAF) et la saison d'hibernation.....	86
Tableau 11 : Clé de détermination du score de santé avant hibernation.....	87
Tableau 12 : Clé de détermination du score de santé pendant l'hibernation.....	87
Tableau 13 : Effectifs par score de santé et par année.....	88
Tableau 14 : Effectifs utilisés pour l'étude des effets potentiels de la température et de l'alimentation.	88
Tableau 15 : Effectifs utilisés pour l'étude de l'influence des caractéristiques individuelles sur la date de sortie d'hibernation.	88
Tableau 16 : Résultats des tests de Student pour le taux de torpeur et la durée d'hibernation et de Mann-Whitney pour les autres paramètres d'hibernation étudiés, en fonction de l'année (Hiver 1 : 96 hérissons, hiver 2 : 92, sauf pour la date de sortie avec hiver 1 : 60 hérissons, hiver 2 : 55).	94
Tableau 17 : Résultats des corrélations de Pearson entre les durées d'hibernation et les taux de torpeur des hérissons, pour chaque saison d'hibernation.	94

Tableau 18 : Comparaisons de valeurs indicatives des températures intérieures et extérieures des deux saisons d'hibernation, comprises jusqu'au 31 mars de chaque saison.....	97
Tableau 19 : Comparaison de valeurs indicatives des températures dans les nids des emplacements 1 et 11 au cours de la deuxième saison d'hibernation.	100
Tableau 20 : Relevé des températures minimales et maximales ambiantes (°C), dans deux nids et dans les cage ou clapier les contenant au cours de la seconde saison d'hibernation. L'amplitude quotidienne est notée entre parenthèse. Les valeurs maximales dans les clapier/cage et nids étaient manquantes le 16/03. + : activité ; - : absence d'activité.....	101
Tableau 21 : Nombre de hérissons sortis du suivi d'hibernation, classés par cause et saison d'hibernation, sur 96 individus le premier hiver et 92 le second.	101
Tableau 22 : Résumé des caractéristiques pouvant être à l'origine de la mortalité chez les hérissons morts au cours du premier hiver.	102
Tableau 23 : Résultats de la corrélation de Spearman entre le nombre de hérissons en torpeur et la température ambiante (°C) chaque jour, en hibernation. Hiver 1 : 21 hérissons, hiver 2 : 28 hérissons.....	103
Tableau 24 : Résultats de la corrélation de Spearman entre le nombre de hérissons en torpeur et les variations de température ambiante (température du jour moins température de la veille) (°C). Hiver 1 : 21 hérissons, hiver 2 : 28.	105
Tableau 25 : Résultats des tests statistiques, ANOVA pour le taux de torpeur et Kruskal-Wallis pour les autres paramètres étudiés en fonction du groupe de clapiers ou cages et les paramètres d'hibernation. Il y avait respectivement 11, 14, 9, 6, 9 et 4 individus dans les groupes numérotés de 1 à 6, sauf pour le paramètre « date de sortie » (respectivement 9, 14, 8, 6, 8 et 5 individus).	106
Tableau 26 : Résultats des tests de Student pour les taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie et de Mann-Whitney pour les autres paramètres, en fonction du sexe (M pour mâle et F pour femelle) des individus. Hiver 1 : 41 femelles et 37 mâles, Hiver 2 : 33 femelles et 28 mâles ; sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 32 femelles et 28 mâles le premier hiver et 29 femelles et 26 mâles le deuxième.....	107
Tableau 27 : Résultats des tests de Student pour les taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie et de Mann-Whitney pour les autres paramètres, en fonction du statut adulte (A) ou juvénile (J) des individus. Hiver 1 : 23 adultes et 57 juvéniles, hiver 2 : 10 adultes et 55 juvéniles, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 19 adultes et 42 juvéniles le premier hiver et 9 adultes et 48 juvéniles le second.	108
Tableau 28 : Résultats des tests de Student pour les taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie et de Mann-Whitney pour les autres paramètres, en fonction du statut juvénile sevré (S) ou non sevré (NS) des individus à l'entrée au centre de soins. Hiver 1 : 36 juvéniles sevrés et 21 non sevrés, hiver 2 : 26 juvéniles sevrés et 29 non sevrés sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 29 juvéniles sevrés et 13 non sevrés le premier hiver, 21 sevrés et 27 non sevrés le deuxième hiver.	109
Tableau 29 : Résultats de la corrélation de Spearman entre le score de santé avant hibernation et les différents paramètres d'hibernation. Hiver 1 : 80 hérissons, hiver 2 : 65, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 61 hérissons le premier hiver et 57 le second.	110

Tableau 30 : Résultats des tests de Student concernant les taux de torpeur et la durée d'hibernation et Mann-Whitney pour les autres paramètres, et la bonne (B) ou mauvaise (M) santé des individus. Hiver 1 : 69 hérissons en bonne santé et 9 en mauvaise santé (5 pour la durée d'hibernation), hiver 2 : 50 en bonne santé et 7 en mauvaise santé (5 pour la durée d'hibernation). Corrélation de Spearman pour le paramètre « date de sortie » avec 61 hérissons le premier hiver et 57 le second.	111
Tableau 31 : Résultats de corrélation de Spearman entre les deux types de score de santé, à l'entrée en centre de soins et au cours de l'hibernation. Hiver 1 : 80 hérissons, hiver 2 : 65 hérissons.	111
Tableau 32 : Résultats des tests de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur et la durée d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du poids à l'entrée en clapier. Hiver 1 : 96 hérissons, hiver 2 : 92, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 61 hérissons le premier hiver et 57 le second.....	112
Tableau 33 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur et la durée d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du poids des hérissons à leur entrée en hibernation. Hiver 1 : 83 individus, hiver 2 : 87 le second sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 56 hérissons chaque hiver.....	113
Tableau 34 : Résultats des corrélations de Pearson entre les poids à l'entrée en clapier et au début de l'hivernation. Hiver 1 : 83 hérissons, hiver 2 : 87 hérissons.....	113
Tableau 35 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du score de Bunnel des hérissons à leur entrée en hibernation, le premier hiver. Effectif de 79 hérissons.....	114
Tableau 36 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction de la durée d'hospitalisation des hérissons. Hiver 1 : 96 hérissons, hiver 2 : 92, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 61 hérissons le premier hiver et 57 le second.....	115
Tableau 37 : Résultats des corrélations des Spearman entre la durée d'hospitalisation et le poids à l'entrée en clapier et les scores de santé. Hiver 1 : 87 individus, hiver 2 : 81.....	115
Tableau 38 : Minimum, maximum et médiane des gains de poids total (%) et quotidien (g/j) entre le début et la fin de l'hibernation de chaque individu, les deux hivers.....	116
Tableau 39 : Résultats des tests statistiques étudiant les caractéristiques individuelles et la prise de poids quotidienne au cours de l'hibernation, avec des tests de Mann-Whitney pour la première partie du tableau et des corrélations de Spearman pour les deux autres. F : femelles, M : mâles, A : adultes, J : juvéniles, S : sevrés, NS : non sevrés. Les effectifs sont rappelés entre parenthèse.	120
Tableau 40 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du poids en fin d'hibernation des hérissons. Hiver 1 : 64 hérissons, hiver 2 : 57 hérissons, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 55 hérissons les deux hivers.....	121
Tableau 41 : Résultats de corrélation de Pearson entre le poids en début et en fin d'hibernation. Année 1 : 64 hérissons, année 2 : 57 hérissons.	121

Tableau 42 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du gain de poids total sur l'hibernation. Hiver 1 : 64 hérissons, hiver 2 : 57 hérissons, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 61 hérissons le premier hiver.....	123
Tableau 43 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du gain de poids quotidien des hérissons. Hiver 1 : 64 hérissons, hiver 2 : 57 hérissons, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 55 hérissons le premier hiver et 53 le second.	124
Tableau 44 : Bilan des associations statistiques trouvées entre différents paramètres individuels ou environnementaux et les paramètres décrivant l'hibernation des hérissons (« + » : il y a des chances qu'il existe une association réelle entre ces paramètres, « +/- » : il est possible qu'il existe un lien (manque de puissance statistique ou résultats peu concordants entre les années d'étude) ; « - » les résultats n'étaient pas significatifs). « Hiver » fait référence aux tests statistiques comparant les deux saisons d'hibernation.....	131
Tableau 45 : Comparaison des recommandations proposées avec le protocole de South <i>et al.</i> (2020b) et le déroulement de l'hibernation naturelle.	139

Liste des abréviations

- ADN : Acide Désoxyribonucléique
- ADP : Adénosine Diphosphate
- AMP : Adénosine Monophosphate
- AMPK : Adénosine Monophosphate Kinase
- ANOVA : *Analysis Of Variance* (analyse de la variance)
- ARN : Acide Ribonucléique
- ARNT : *Aryl hydrocarbon receptor nuclear translocator* (translocateur de récepteur nucléaire d'aryl hydrocarbon)
- ATP : Adénosine Triphosphate
- BMAL1 : *Brain and Muscle ARNT-Like 1* (ARNT de type 1 du cerveau et des muscles)
- CEDAF : Centre d'Accueil de la Faune Sauvage (nom du CHUV-FS jusqu'en 2020)
- CHUV-FS : Centre Hospitalier Universitaire Vétérinaire de la Faune Sauvage
- EnvA : École Nationale Vétérinaire d'Alfort
- FGF : *Fibroblast Growth Factor* (facteur de croissance des fibroblastes)
- GABA : Acide Gamma-Aminobutyrique
- HIF : *Hypoxia-Inducible Factor* (facteur induit par l'hypoxie)
- Hpc : Complexe des protéines de l'hibernation
- IgA : Immunoglobuline de type A
- IL : Interleukine
- IUCN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature
- LPS : Lipopolysaccharides
- NAD+ : Nicotinamide Adénine Dinucléotide
- NADH : Nicotinamide Adénine Dinucléotide réduite
- Nampt : Nicotinamide phosphoribosyltransférase
- p : Degré de signification
- PPAR : *Peroxisome Proliferator Activated Receptor* (Récepteur activé par les proliférateurs de péroxsome)
- PTL : Triaglycérol Lipase Pancréatique
- SIRT1 : *Silent Information Regulator 1* (Régulateur de l'information silencieuse de type 1)
- SUMO : *Small Ubiquitin-related Modifiers* (petits modificateurs apparentés à l'ubiquitine)
- T1AM : 3-Iodothyronamine
- Ta : Température ambiante
- Tc : Température corporelle

TNF : *Tumor Necrosis Factor* (facteur de nécrose tumorale)

UCP1 : *Uncoupling protein 1* (protéine découpante 1)

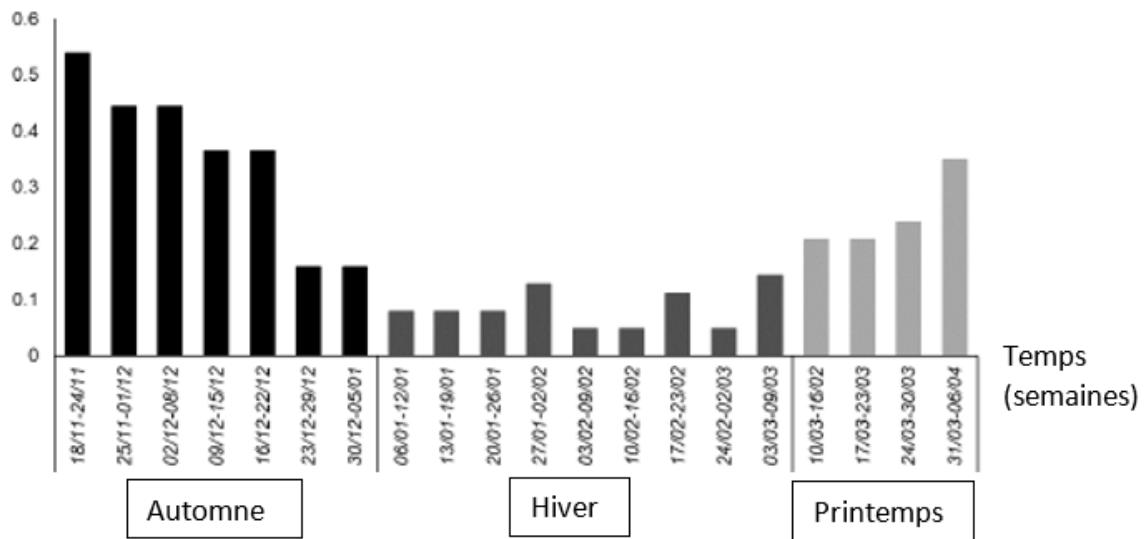
Introduction

Le hérisson d'Europe (*Erinaceus europaeus*) est un mammifère. En tant que tel, il est homéotherme, c'est-à-dire que sa température corporelle centrale peut demeurer relativement constante, soit 34 °C environ chez cette espèce, malgré des variations des températures extérieures (Clausen et Ersland, 1968 ; Smith, 1999 ; Cristinelli, 2006 ; South *et al.*, 2020a). L'homéothermie va de pair avec l'endothermie, soit la capacité de l'organisme à produire de la chaleur grâce à une forte activité métabolique (Cristinelli, 2006). Cependant, le hérisson d'Europe possède une aptitude supplémentaire : hétérotherme, il est capable de faire varier sa température corporelle (Fowler et Racey, 1990 ; Cristinelli, 2006). Ainsi on peut distinguer deux phases, l'une durant laquelle la température corporelle correspond à la température moyenne de l'espèce en activité, nommée « phase d'euthermie » et l'autre, où la température corporelle est abaissée, nommée « phase de torpeur ». Ces adaptations physiologiques ont contribué à l'extension géographique du hérisson sous différents climats, lui ayant permis de coloniser des pays froids comme la Norvège (Rautio, 2014).

La torpeur est donc un état physiologique au cours duquel se produisent une diminution de la température, des fréquences cardiaque et respiratoire et de très nombreuses fonctions métaboliques, permettant d'économiser de l'énergie. L'organisme est ensuite capable de retrouver sa température corporelle habituelle en mobilisant des sources d'énergie endogènes et donc de fonctionner à nouveau à pleines capacités (Klug et Brigham, 2015). L'amplitude de ces variations dépend de l'espèce et du type de torpeur impliqué. En effet, on peut distinguer deux types de torpeurs selon les espèces. L'hibernation parfois appelée « multiday torpor » en anglais (torpeur de plusieurs jours) s'oppose à la « daily torpor » (torpeur journalière). Cette dernière dure moins de 22 heures et est associée à une diminution du métabolisme représentant jusqu'à 30 % du métabolisme minimal d'un animal euthermique (Geiser et Ruf, 1995). L'hibernation est plus prononcée à la fois en termes de durée et de baisse du métabolisme et peut se prolonger sur plusieurs mois, durant lesquels alternent des périodes de « sommeil » ou torpeur au sens strict de plusieurs jours ou semaines d'affilée, et de courtes périodes d'euthermie (Klug et Brigham, 2015). L'hibernation correspondrait à la stratégie permettant aux endothermes d'économiser le plus d'énergie (Geiser, 2013). Dans le cadre des études de terrain, le hérisson est parfois catégorisé comme « hibernant » dès lors qu'il n'a pas quitté son nid plusieurs nuits à la suite (Haigh, 2011) ce qui limite son observation (Figure 1).

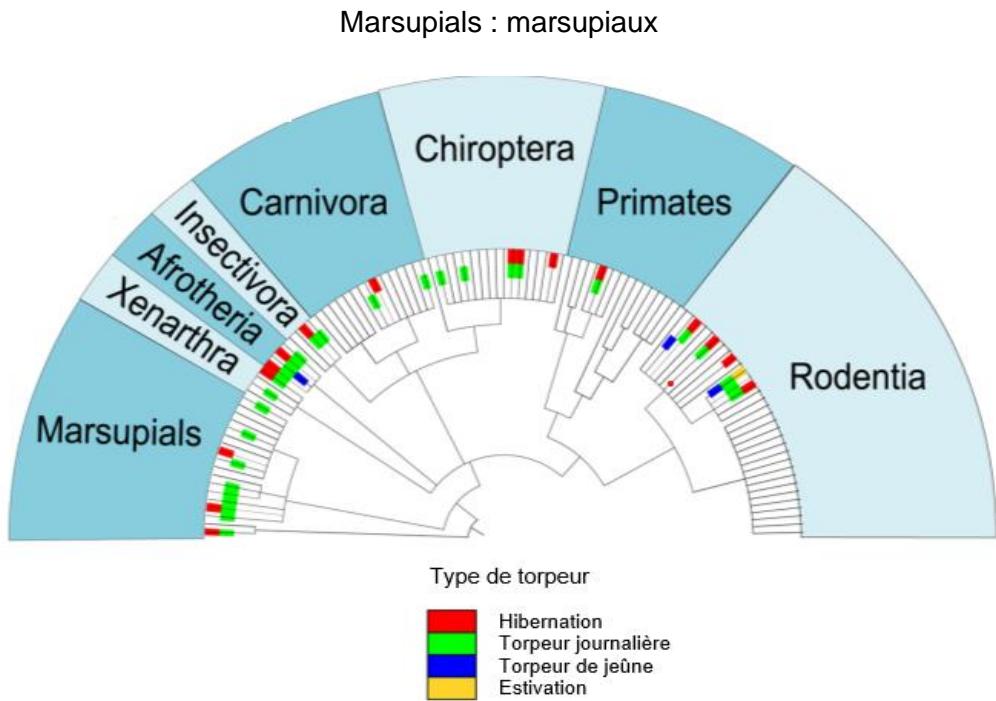
Figure 1 : Bilan des observations hebdomadaires de hérissons dans des jardins de particulier dans l'expérience de Gazzard et Baker (2020), de novembre 2017 à avril 2018.

Proportions des jardins où des hérissons sont détectés.



Phylogénétiquement parlant, les animaux qui hibernent appartiennent à des groupes taxonomiques très variés (Laukola, 1980 ; Melvin et Andrews, 2009). On découvre ainsi des sous-type de torpeurs, comme l'hibernation facultative qui correspond à une torpeur de plus d'une journée, mise en place en dehors de la période habituelle qu'est l'hiver (Klug et Brigham, 2015). Cela correspond le plus souvent à ce qu'on appelle l'estivation, qui a lieu en été (Cristinelli, 2006). Celle-ci intervient surtout sous les climats chauds, les mois de forte chaleur représentant alors la période de disette par excellence. Chez des espèces désertiques, la torpeur journalière peut être utilisée régulièrement tout au long de l'année pour limiter les dépenses énergétiques (Geiser, 2013). Il existe même des formes de torpeurs causées par le jeûne prolongé, chez la souris de laboratoire (*Mus musculus*) par exemple (Melvin et Andrews, 2009). La torpeur *sensu lato*, dont l'hibernation, est donc relativement répandue au sein des mammifères, comme illustré par la figure 2. Différents processus physiologiques proviennent probablement d'ancêtres communs ou sont issus de phénomènes de convergence et donc seront similaires (Melvin et Andrews, 2009).

Figure 2 : Arbre phylogénétique des ordres de Mammifères manifestant des phases de torpeur *sensu lato*. Chaque feuille correspond à une famille de ce groupe et est colorée si un tel mécanisme a été décrit au sein de cette famille. Les ordres au sein desquels ce phénomène n'a pas été observé ne figurent pas ici (Melvin et Andrews, 2009).



Nous allons consacrer la partie bibliographie de cette thèse aux caractéristiques du hérisson d'Europe importantes à connaître, incluant un éclairage sur la prise en charge en centres de soins. Une attention plus particulière sera portée sur l'hibernation d'une façon générale, en détaillant les observations obtenues en milieu naturel, des résultats expérimentaux portant notamment sur les processus physiologiques impliqués, relevés chez l'espèce d'intérêt ou à défaut chez d'autres mammifères hibernants. Les données présentées portent sur différentes phases successives qui sont la préparation à l'hibernation, hibernation *sensu stricto* et enfin les réveils et la sortie d'hibernation. Notre partie expérimentale est basée sur une étude réalisée au centre de soins aux animaux de la faune sauvage de l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort entre 2017 et 2019. Elle a porté sur l'ensemble des hérissons placés en hibernation artificielle comme il était d'usage dans cet établissement mais avec un suivi plus rapproché permettant de déterminer des jours de réveil et des jours de torpeur, avec différents protocoles. L'étude avait notamment pour objectifs d'évaluer l'impact de caractéristiques individuelles telles que le sexe ou l'âge sur l'hibernation, ainsi que de certains paramètres environnementaux. Ces données combinées aux données anamnestiques et cliniques des animaux et à un relevé quotidien de température ambiante nous a donc permis d'étudier l'effet de facteurs externes (température, alimentation, manipulation liée à la pesée) et internes (sex, âge, état de santé, poids à différents moments) sur un certain nombre de descripteurs de l'hibernation comme la durée des phases de torpeur ou la date de sortie d'hibernation. Ces résultats nous ont finalement permis de proposer des recommandations relatives à la mise en hibernation des hérissons en centre de soins et à leur suivi.

Première partie : bibliographie

1. Caractéristiques principales de la biologie du hérisson d'Europe

A. Classification

Le hérisson d'Europe (*Erinaceus europaeus*) est un mammifère répertorié dans l'ordre des Insectivora (Tableau 1). Il appartient à la famille des Erinaceidae correspondant aux hérissons à piquants qui inclut notamment le hérisson africain (*Atelerix albiventris*) devenu animal de compagnie en Amérique du Nord (Smith, 1999).

Tableau 1 : Classification du hérisson d'Europe (d'après Mennessier, 2013).

Règne	Animalia
Embranchement	Chordata
Sous-embranchement	Vertebrata
Classe	Mammalia
Sous-classe	Theria
Infra-classe	Eutheria
Ordre	Insectivora
Famille	Erinaceidae
Sous-famille	Erinaceinae
Genre	<i>Erinaceus</i>

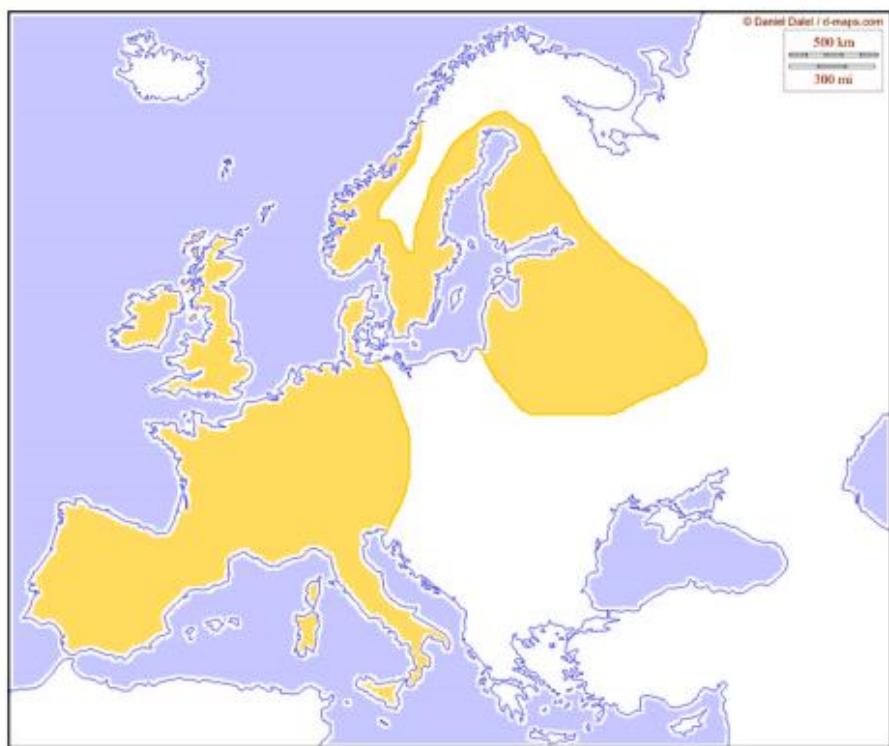
Deux espèces principales figurent dans le genre *Erinaceus* : *Erinaceus europaeus* et le hérisson d'Europe orientale, *Erinaceus concolor* (Mennessier, 2013).

B. Aire de répartition

Le hérisson d'Europe peut être retrouvé dans toute l'Europe occidentale et centrale ainsi que dans une partie de la Scandinavie et de la Russie (Figure 3). Il est bien présent en Grande Bretagne jusqu'à dans les îles écossaises ainsi que dans les îles méditerranéennes comme la Sardaigne ou la Corse. Il a également été introduit volontairement en Nouvelle-Zélande, le noyau fondateur comptant seulement une douzaine d'individus, et en Finlande (Mennessier, 2013 ; Rautio, 2014 ; Denaes, 2019).

Le hérisson peut vivre dans des environnements variés : forêts, plaines et jardins, parfois en zones péri-urbaines ou agricoles (Haigh, 2011 ; Mennessier, 2013 ; Gazzard et Baker, 2020). En montagne, il fréquente des altitudes proches d'un peu plus de 1 000 mètres, c'est-à-dire à la limite supérieure des forêts caducifoliées (Mennessier, 2013).

Figure 3 : Carte de répartition du hérisson d'Europe. En jaune sont indiquées les zones de présence (Mennessier, 2013, d'après Morris et Berthoud, 1992 ; Smith, 1999 ; Chesne, 2012).

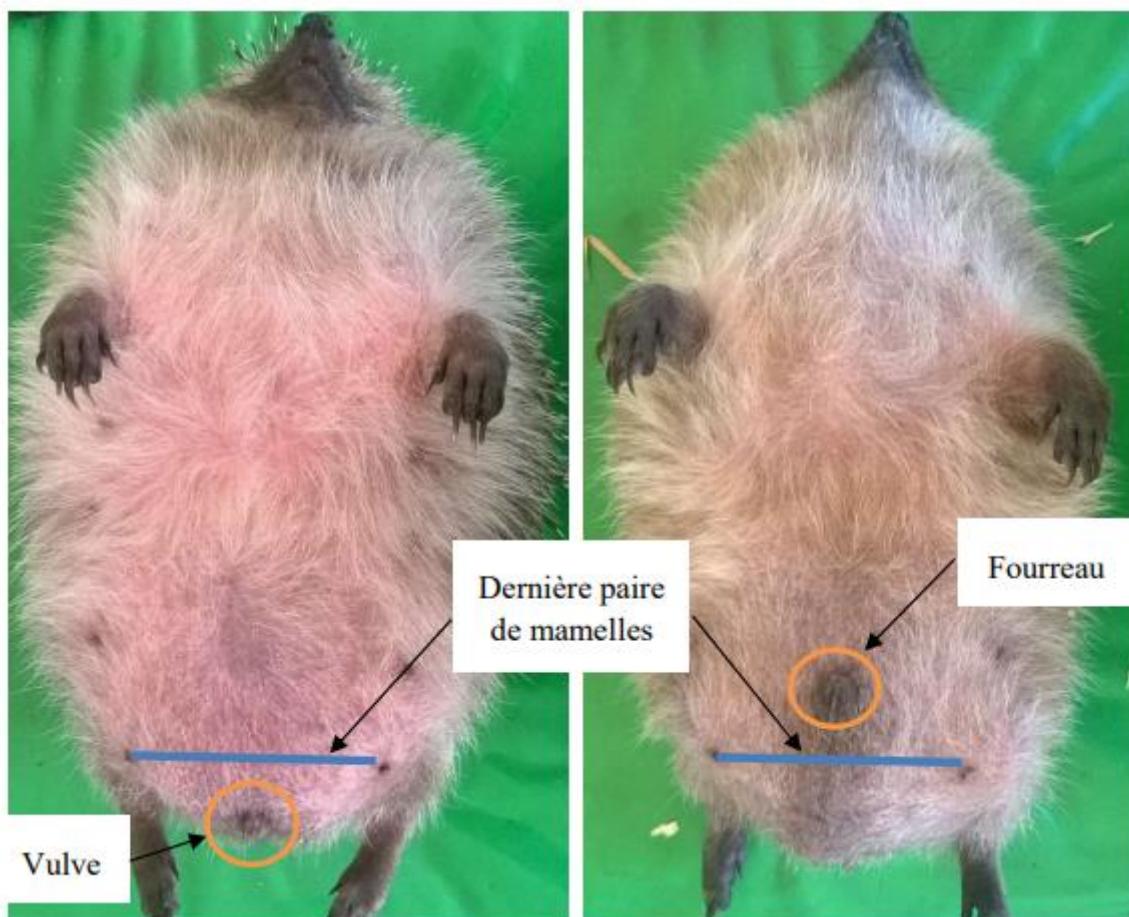


C. Eléments d'anatomie

Le hérisson européen mesure jusqu'à 30 cm de long (Smith, 1999 ; Mennessier, 2013), et plus de 10 cm de hauteur au garrot (Morris et Berthoud, 1992).

Adulte, il pèse entre 800 et 1100 g. Au-delà, il s'agit d'une surcharge pondérale (Smith, 1999 ; Savouré-Soubelet, 2018). Les hérissons sembleraient plus lourds en Irlande et en Norvège (Rautio, 2014). Plus précisément, en Irlande, les mâles adultes pesaient en moyenne 1065 g et les femelles 998 g. Ce dimorphisme sexuel demeurait significatif tout au long de l'année sauf au moment d'entrer en hibernation, en automne (Haigh, 2011). Les hérissons néo-zélandais sont généralement plus petits avec un poids moyen de 706 g chez les mâles adultes et 688 g chez les femelles - les individus pesant moins de 400 g étant considérés comme juvéniles (Parkes, 1975). Il en est de même en Angleterre avec des poids moyens variant de 600 à 700 g mais pouvant monter jusqu'à 1000 g en automne (Haigh, 2011). Le positionnement des organes génitaux permet le sexage des individus (Figure 4).

Figure 4 : Appareil génital des hérissons et sexage. La femelle se trouve à gauche et le mâle à droite (Denaes, 2019).



La surface dorsale du hérisson est couverte d'environ 7 000 piquants érectiles de deux à trois centimètres de long sur deux millimètres de diamètre qui leur confèrent cette physionomie si caractéristique (Figure 5). Ces phanères font partie d'un système de défense basé sur un arc réflexe qui entraîne leur érection sur toute la surface qu'ils recouvrent suite à un contact tactile même léger. Ce mécanisme peut également être volontaire et associé à une « mise en boule » de l'animal sous l'action conjuguée des muscles *frontodorsalis*, *caudodorsalis*, *panniculus carnosus* et *orbicularis* (Figure 6). Le muscle *frontodorsalis* lui permet de redresser ses épines alors que la tête est en position normale tandis qu'un fléchissement de celle-ci déclenche ce même mécanisme sous l'action du *panniculus carnosus*. Les autres muscles impliqués permettent de réaliser une mise en boule complète, laquelle peut être maintenue jusqu'à quelques heures d'affilée grâce au muscle *orbicularis*. Cette position est permise par un segment cervical très court et une colonne vertébrale voutée (Figure 7) (Mennessier, 2013 ; Denaes, 2019).

Figure 5 : Morphologie d'un hérisson subadulte mâle anesthésié et placé en décubitus latéral gauche (Denaes, 2019).

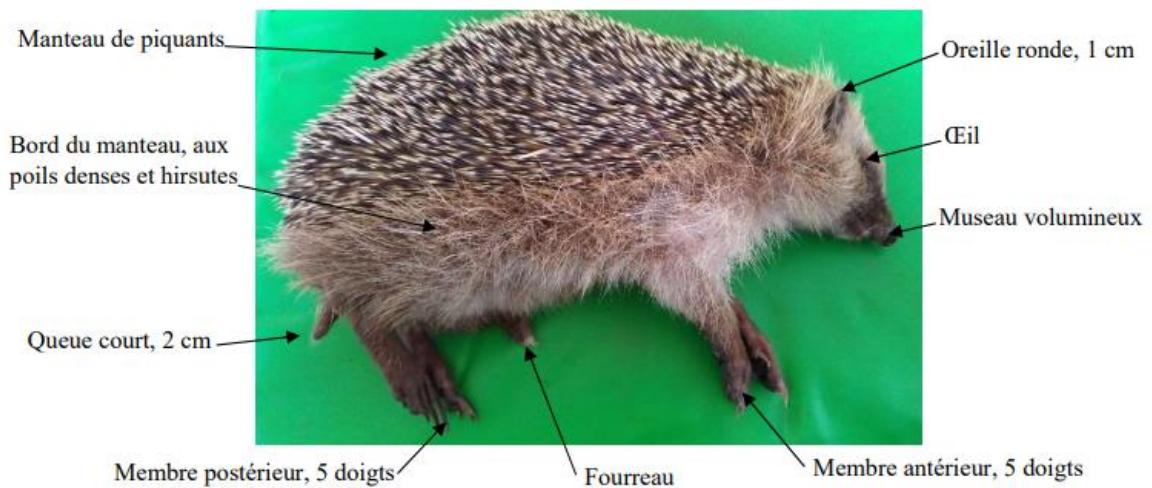


Figure 6 : Muscles peauciers du hérisson permettant la posture "en boule". A : Schématisation de l'ensemble des muscles, vue latérale. B : Schématisation d'une posture en boule partielle. C : Schématisation d'une posture en boule complète (Denaes, 2019 d'après Reeve, 1994).

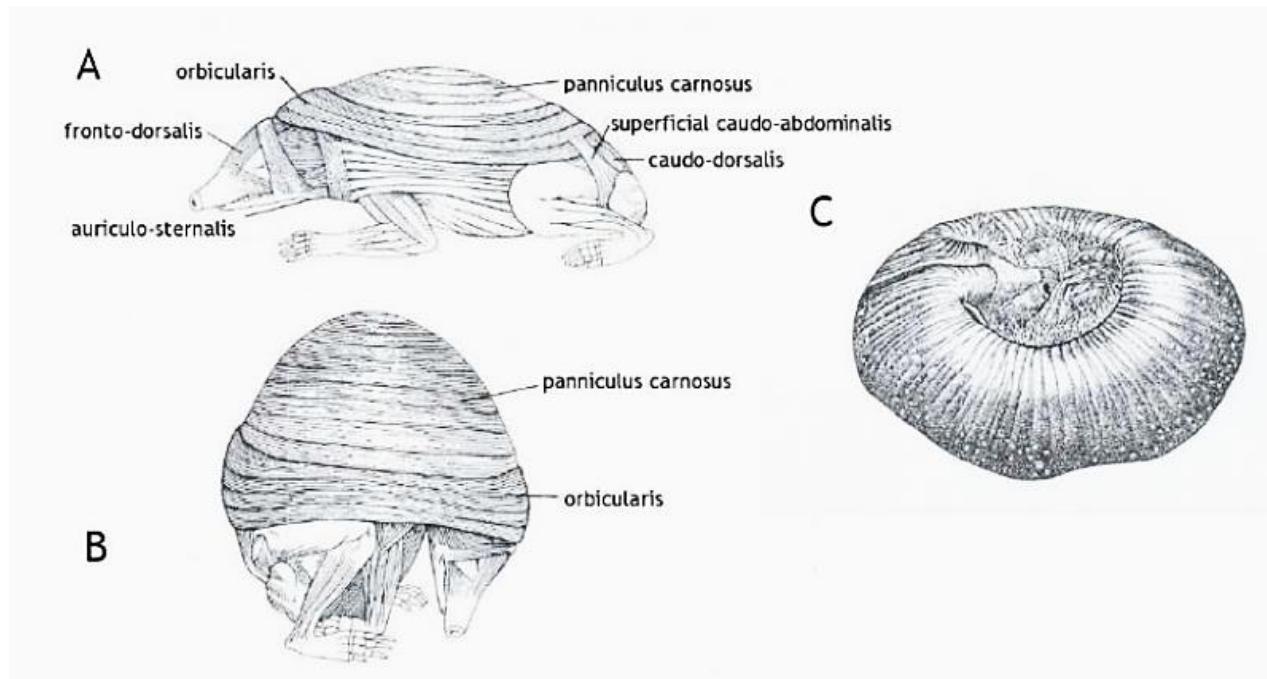
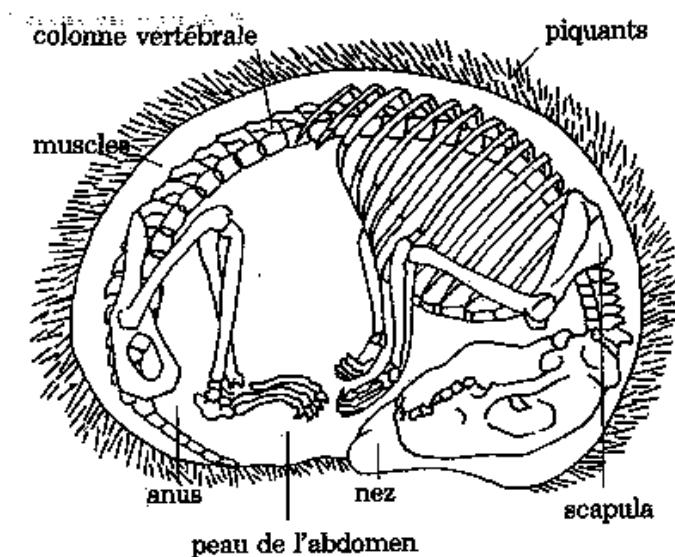


Figure 7 : Hérisson « en boule », « muscles » désigne le *fronto-dorsalis* et le *panniculus carnosus* (Mennessier, 2013 d'après Morris et Berthoud, 1992).



Le hérisson est capable de franchir des obstacles en grimpant ou en nageant et peut chuter de plusieurs mètres sans conséquence grâce au rôle amortisseur de ses piquants redressés (Mennessier, 2013 ; Denaes, 2019).

La face ventrale du corps est couverte de poils clairs peu denses et sans duvet, qui offrent une protection thermique toute relative en hiver (Mennessier, 2013 ; Denaes, 2019).

D. Eléments de physiologie et d'écologie

Le hérisson d'Europe est actif habituellement durant la nuit, principalement entre minuit et trois heures du matin, et autour du crépuscule. Il dort le jour dans un nid, construit sur des sols secs, parfois en appui sur des structures fixes comme des buissons ou des rochers et constitué de débris végétaux assemblés. Même si les adultes sont essentiellement solitaires, les hérissons peuvent cohabiter sur un même habitat, mais auront toujours des nids distincts (Mennessier, 2013).

La majorité des espèces de la famille des Erinaceidae peut entrer en torpeur lors de conditions environnementales difficiles (Smith, 1999). L'hibernation se déroule généralement de fin octobre à fin mars en France. Ils utilisent alors un autre type de nid, plus structuré, que nous définirons par la suite (Mennessier, 2013).

Les hérissons atteignent la puberté vers l'âge de dix mois, mais les femelles mettent rarement bas dès leur deuxième année (Mennessier, 2013). Les accouplements ont lieu après l'hibernation, souvent de mai à septembre en fonction des conditions climatiques. En effet, ils peuvent se produire dès mars si les températures sont douces et ne pas se poursuivre au-delà du mois de juillet dans

les pays plus froids (Fowler, 1988a ; Mennessier, 2013 ; Rautio, 2014 ; Baldwin, 2020a). Les mâles investissent beaucoup de temps dans la recherche des femelles si bien qu'ils perdent généralement du poids à cette saison (Rautio, 2014). Quelques oestrus et l'accouplement avec plusieurs mâles sont souvent nécessaires avant l'implantation d'un embryon. La gestation dure ensuite environ 35 jours mais peut aller parfois au-delà de 40 jours si la femelle entre en torpeur momentanément au cours de la gestation (Fowler, 1988b ; Smith, 1999 ; Mennessier, 2013 ; Baldwin, 2020a). Après quatre à six semaines d'allaitement, la progéniture est sevrée à un poids d'environ 250 g. Une femelle peut donner naissance à deux portées dans l'année si bien qu'elle se prépare souvent à hiberner dès le sevrage de la seconde (Mennessier, 2013). Dans son *New Hedgehog Book*, Pat Morris estime que la majorité des naissances en Angleterre interviennent entre juin et juillet (Baldwin, 2020a).

Le hérisson est insectivore mais opportuniste. Il lui arrive donc de manger des petites carcasses, des œufs ou - peut-être par accident (contamination de leurs proies par contact) - quelques végétaux. Environ 70 % du temps durant lequel le hérisson est actif (4 à 20 % du nycthémère) est consacré à la recherche et à la consommation d'aliments (Mennessier, 2013). Son tube digestif mesure environ 1,5 m de longueur et est dépourvu de caecum. Il a ainsi un transit rapide, de 12 à 16 heures environ (Smith, 1999 ; Mennessier, 2013). Son régime alimentaire naturel riche en insectes (coléoptères, lépidoptères...), annélides et gastéropodes devrait lui permettre de couvrir ses besoins hydriques quotidiens (Mennessier, 2013).

Les besoins énergétiques quotidien de cette espèce ont été estimés entre 173 et 210 kcal/kg, en lien notamment avec le niveau d'activité (Mennessier, 2013).

Les fréquences respiratoire et cardiaque au repos sont respectivement d'environ 58 mouvements par minute et entre 200 et 250 battements par minute (Kramm *et al.*, 1975).

2. Le hérisson au Centre Hospitalier Universitaire Vétérinaire de la Faune Sauvage (CHUV-FS)

A. Définition réglementaire et objectif des centres de soins

Les établissement appelés « centre de soins » sont désignés dans la réglementation comme « établissements qui pratiquent des soins sur les animaux de la faune sauvage ». Ces centres sont les « seuls habilités à héberger, soigner et entretenir les animaux de la faune sauvage momentanément incapables de pourvoir à leur survie dans le milieu naturel » (Ministère de l'environnement et Ministère de l'agriculture et de la forêt, 1992). Que ces animaux « trouvés dans leur milieu naturel » soient « blessés ou orphelins », ces centres « doivent avoir pour objectif de soigner et entretenir ces animaux dans le but de les relâcher dans leur milieu avec les meilleures chances de satisfaire seuls à leurs besoins » (Ministère de l'énergie, du développement durable et de l'énergie, 2016). Pour ce faire, « les animaux sont placés dans des installations compatibles avec leurs impératifs biologiques, et notamment leurs aptitudes, leurs mœurs, l'état de leur santé et leurs capacités physiques. [Ils] reçoivent une nourriture équilibrée conforme aux besoins de leur espèce, suffisamment abondante. Lorsque les animaux n'ont pas accès à un plan d'eau ou à un cours d'eau, l'abreuvement est assuré par une eau claire et saine, renouvelée, protégée du gel et constamment

accessible [...]. Les animaux reçoivent les soins de propreté et d'hygiène conformes à leurs besoins » (Ministère de l'environnement et Ministère de l'agriculture et de la forêt, 1992).

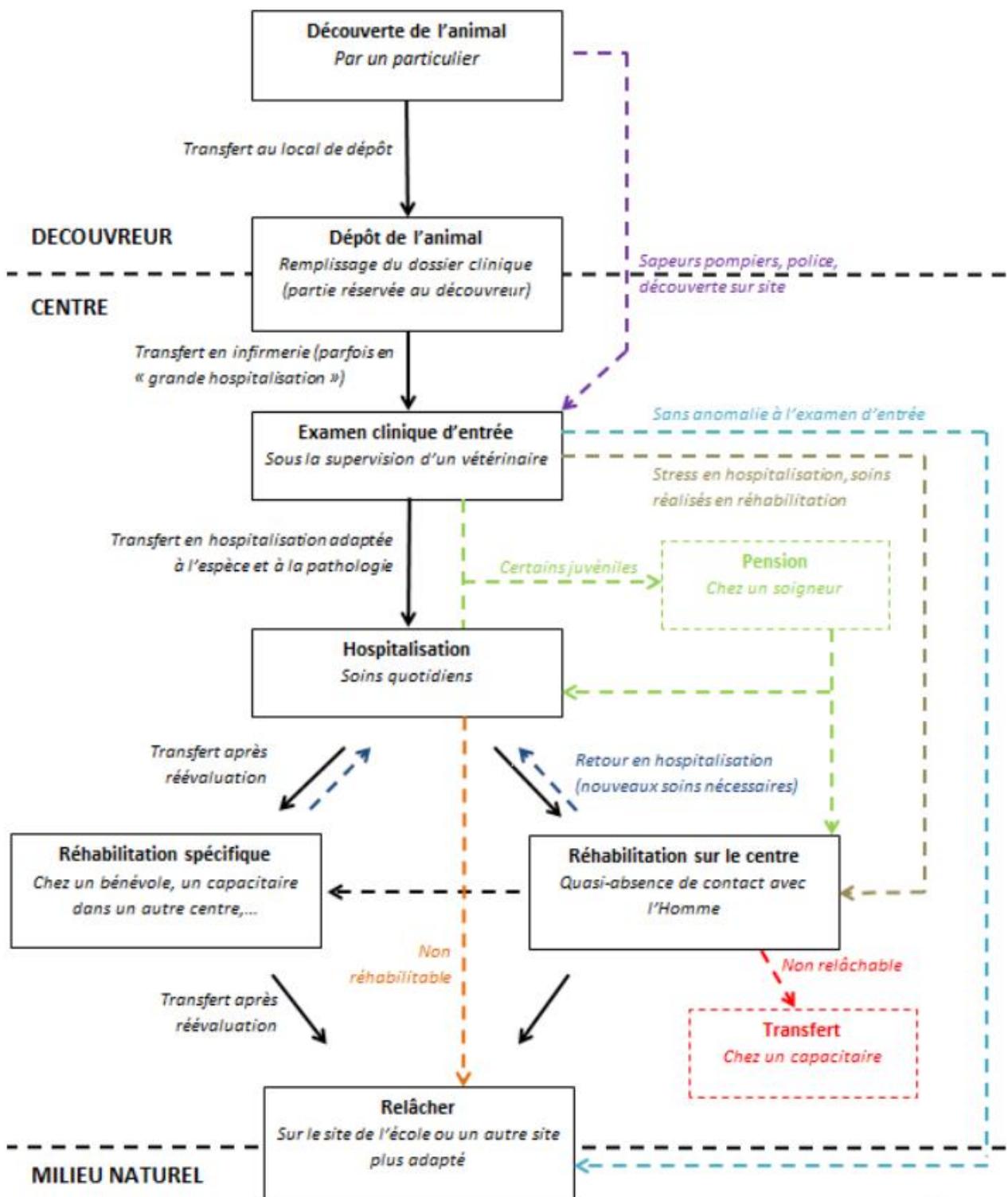
Pour voir le jour, ces centres doivent remplir deux critères réglementaires :

- Le responsable du centre doit être titulaire d'un certificat de capacité pour les espèces soignées attestant de sa compétence à répondre aux objectifs définis ci-dessus.
- L'établissement lui-même doit bénéficier d'une autorisation préfectorale d'ouverture. Cette autorisation vérifie par exemple l'adéquation des locaux avec des critères réglementaires définis par l'arrêté du 11 septembre 1992 encadrant plus spécifiquement l'organisation et le fonctionnement des centres de soins (Ministère de l'environnement, 1993 ; Ministère de l'environnement, du développement durable et de l'énergie, 2016).

B. Activité du CHUV-FS concernant le hérisson

Le CEDAF devenu le CHUV-FS en 2020 où ont été collectées les données exploitées dans le cadre de cette thèse fait partie des centres de soins agréés. La Figure 8 indique le circuit par lequel peuvent passer les animaux admis toutes espèces confondues. Le hérisson suit généralement l'itinéraire technique classique, incluant une phase de réhabilitation.

Figure 8 : Schéma représentant le circuit d'un animal au CEDAF. Le circuit classique est noté en noir ; les circuits annexes sont en pointillés et en couleurs (Laurent, 2018).



Le hérisson d'Europe est une espèce protégée aux niveaux national et européen (annexe III de la Convention de Berne) et est classé comme préoccupation mineure au niveau mondial par l'IUCN (Ministère de l'agriculture et de la pêche et Ministère de l'environnement et du développement durable, 2007 ; Amori, 2016 ; Savouré-Soubelet, 2018). En tant qu'espèce protégée, il ne peut être chassé ou piégé ; il est interdit de détruire ses aires de repos ou de reproduction, de les capturer et *a fortiori* de les détenir sauf autorisation particulière (Ministère de l'agriculture et de la pêche et Ministère de l'environnement et du développement durable, 2007).

Parmi 4767 animaux appartenant à une centaine d'espèces sauvages autochtones reçus en 2017 au centre, le hérisson d'Europe, figurait au deuxième rang en termes d'effectif reçu et représentait le premier mammifère numériquement (587 individus sur 800 admissions de mammifères). Cela correspondait à 12,3 % du total des entrées en 2017, soit le même ordre de grandeur qu'en 2016 (13,2 %) et à 73,4 % des mammifères admis (Laurent, 2018). Les hérissons sont pris en charge, en fonction des secteurs, selon les modalités précisées dans le Tableau 2 en accord avec les exigences réglementaires évoquées ci-dessus.

Tableau 2 : Principales conditions d'entretien du hérisson d'Europe au CEDAF, d'après Laurent, 2018.

Hospitalisation	Cages à rongeurs individuelles Les juvéniles de même âge sont généralement regroupés (de 2 à 4 individus)
Hibernation	En clapiers individuels
Réhabilitation	En enclos individuels (les juvéniles élevés ensemble sont regroupés) En jardin de particuliers (« soft release »)
Alimentation	Croquettes pour chat, pâtée pour chat, pâtée insectivore Lait artificiel pour chaton, croquettes pour chaton pour les juvéniles
Identification	Numéro CEDAF sur la cage Vernis coloré lorsque des individus sont regroupés

Les principales causes d'entrée et d'hospitalisation des hérissons sont le ramassage de jeunes, les traumatismes (plaies, fractures imputables à une activité humaine comme les chocs avec des véhicules, les accidents de tondeuse, les feux de déchets de jardins ou à des prédateurs domestiques), des affections dermatologiques comme la gale (*Caparinia tripilis*) ou la teigne (*Trichophyton erinacei*), une nématodose pulmonaire (*Capillaria* spp. ou *Crenosoma striatum*), des entérites bactériennes, des myiases, ou une cachexie causée généralement par des parasites internes et/ou en sortie d'hibernation (Figure 9). La teigne et la nématodose peuvent nécessiter plusieurs semaines de traitement ; l'élevage des jeunes est également chronophage, ce qui explique que les temps d'hospitalisation soient en moyenne plus longs que pour les autres espèces (Tableau 3Figure 9).

Figure 9 : Répartition des causes d'entrée connues parmi les hérissons d'Europe reçus au CEDAF en 2017 (Laurent, 2018).

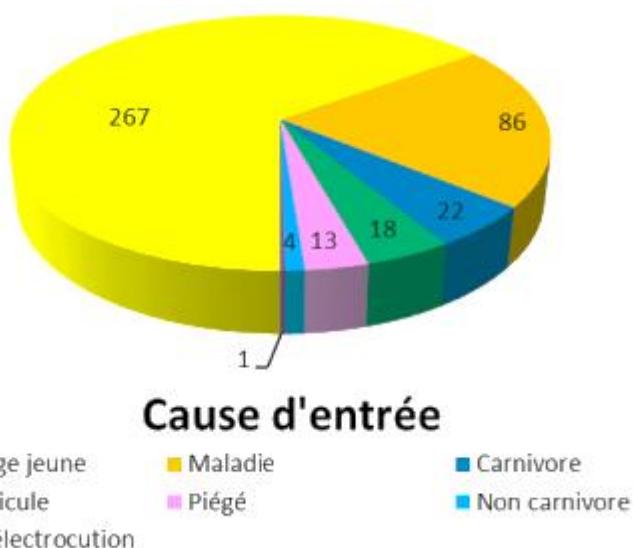


Tableau 3 : Moyennes et médianes des différents temps passés au CEDAF en 2017 pour les hérissons relâchés, et comparaison avec les moyennes et médianes concernant les autres mammifères (Laurent, 2018). La réhabilitation inclut les phases d'hibernation éventuelles.

Temps	Moyennes (jours) parmi les animaux relâchés		Médianes (jours) parmi les animaux relâchés	
	Hérisson européen	Tous autres mammifères confondus	Hérisson européen	Tous autres mammifères confondus
En hospitalisation	$37,2 \pm 4,0$	$17,3 \pm 5,8$	33	9
En réhabilitation	$70,8 \pm 9,8$	$47,8 \pm 12,4$	31	46,5
Au total	$94,0 \pm 9,4$	$38,9 \pm 10,0$	65,5	23

A l'issue des phases d'hospitalisation et de réhabilitation, les hérissons sont relâchés. Après exclusion des individus morts avant l'examen clinique d'admission, le taux de relâcher était, en 2017, de 42,2 %, s'avérant supérieur au taux de relâcher global toutes espèces confondues (31,1 %) (Laurent, 2018). La majorité des hérissons reçus en centre de soins sont des juvéniles (Tableau 4), souvent en bonne santé ce que montre la grande proportion de la cause d'entrée « ramassage jeune » (Figure 9).

Tableau 4 : Nombre et pourcentage de hérissons d'Europe reçus au CEDAF en 2017 selon leur âge (Laurent, 2018).

Âge	Nombre d'animaux	Pourcentage
Adulte	123	21,1 %
Juvénile sevré	190	32,6 %
Juvénile non sevré	271	46,4 %

C. Problématique de l'hibernation en centre de soins

Les hérissons sont donc très présents en centre de soins, si l'on intègre à la fois le nombre d'entrées et les temps moyens de séjour cumulant hospitalisation et réhabilitation. Un poids minimal de relâcher est requis par les centres de soins à la belle saison, soit environ 450 g, seuil retenu au CEDAF ou dans d'autres centres de soins, en Irlande notamment (Irish Wildlife Matters, 2021). En automne, à l'approche de l'hibernation, le poids requis par ces centres est de 600 g minimum, tandis que Bunnel (2002) recommandait un poids de 650 g pour les relâchers intervenant mi-septembre en Grande-Bretagne. Il serait très risqué de les relâcher en hiver car nous verrons par la suite que le hérisson doit pouvoir se préparer spécifiquement pour passer la mauvaise saison. Les relâchers sont donc interrompus à partir d'octobre ou novembre à une date précise ou à partir d'une certaine température (température minimale extérieure atteignant 4 °C au CEDAF par exemple) en fonction des centres (Irish Wildlife Matters, 2021). Les temps de séjour se trouvent *de facto* accrus à cette période. Une option pour limiter les coûts comme la quantité de travail des intervenants consiste donc à placer les hérissons sains en hibernation. Selon les protocoles utilisés, cette procédure permet par exemple de réduire la fréquence des pesées des animaux, le nettoyage des cages et diminue drastiquement la quantité de nourriture distribuée.

3. Conditions de mise en place de l'hibernation

A. Conditions extérieures

Les Tableau 8 et **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** résument les conditions expérimentales des principales études citées ci-dessous.

a. Saison

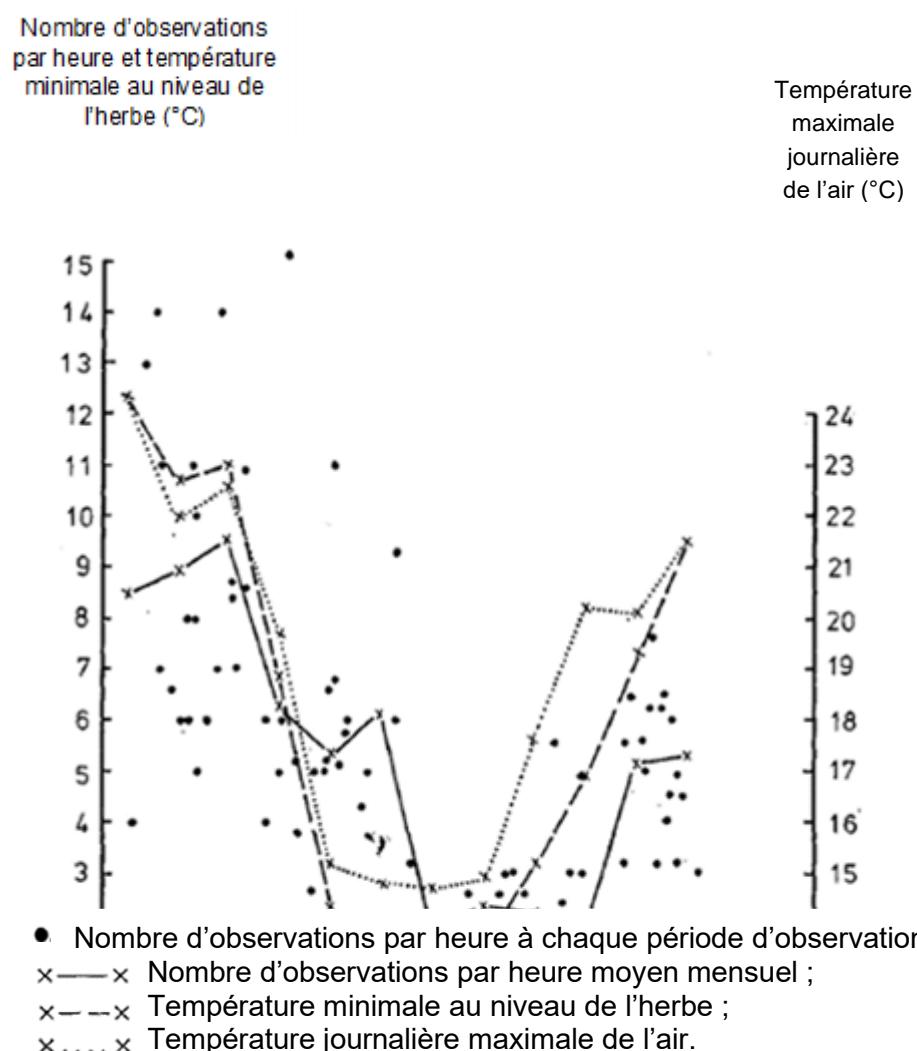
La saison et la durée de l'hibernation naturelle du hérisson varient selon sa latitude. En Finlande, elle dure 8 mois en moyenne, débutant en septembre, alors qu'en Nouvelle-Zélande, elle a lieu entre juillet et octobre soit pendant trois mois seulement correspondant à l'hiver austral (Parkes, 1975 ; Rautio, 2014). De plus près de la moitié des animaux néo-zélandais suivis par Parkes (1975) restent actifs durant cette période. En Europe occidentale, l'hibernation s'étale en moyenne sur un peu plus de 5 mois, soit en Irlande, de mi-octobre à mars (Haigh, 2011) ; en Angleterre, de septembre à avril

(Fowler et Racey, 1990) ; dans l'ouest de la France, d'octobre à février (Vignault et Saboureau, 1993). Certains individus semblent cependant localement demeurer actifs un peu plus longtemps ou sortir un peu plus tôt d'hibernation, si bien que dans une étude participative anglaise, la période où la présence de hérissons était la moins souvent détectée courait de début janvier à début mars (Gazzard et Baker, 2020). Un phénomène similaire a été rapporté en Écosse avec une phase d'inactivité culminant entre novembre et février (Fowler et Racey, 1990). La période d'hibernation est donc prédictible, cyclique et centrée sur les mois de l'année les plus froids. Les basses températures pourraient jouer un rôle central dans le maintien de l'hibernation. Les durées les plus longues rapportées à ce jour, soit 223 jours ont ainsi été concomitantes d'une période de 5 mois de neige tenace survenue en Finlande (Rautio, 2014), alors qu'en Nouvelle-Zélande où les hibernations sont bien plus courtes, la température du mois de juillet varie entre 1 et 15 °C (Parkes, 1975). En conservant artificiellement, à 4°C, trois hérissons en hibernation en Allemagne, il a été possible de décaler leur réveil du mois de mars au mois de juin ou juillet (Kramm *et al.*, 1975). Cependant d'autres mécanismes environnementaux ou endogènes peuvent également être impliqués. Nous allons envisager dans la suite de cette partie, les conditions environnementales susceptibles de déclencher l'hibernation, selon leur importance probable.

b. Température extérieure

La baisse de la température ambiante est le premier facteur pouvant entraîner l'hibernation. Un certain nombre de données vont dans ce sens : les hérissons suivis par Haigh (2011) en Irlande hibernaient lorsque la température extérieure atteignait -2 °C en début de saison froide. *A contrario*, Smith (1999) conseille aux personnes détenant des hérissons à ventre blanc (*Atelerix albiventris*), de les placer entre 25 et 30 °C pour éviter toute torpeur, et au-dessus de 18 °C pour éviter l'hibernation. Par ailleurs, Morris (1973) établit une corrélation entre température extérieure et nombre de hérissons occupant leur *hibernaculum*, c'est-à-dire leur nid d'hibernation. Parkes (1975) note également une relation entre le nombre de repérages de hérissons par heure au cours de l'année et la température minimale mesurée au niveau de l'herbe ainsi que la température maximale de l'air (Figure 10). L'humidité de l'air (Tableau 5) pourrait jouer également un rôle, la pluie pouvant notamment accentuer les pertes thermiques (Fowler, 1988b).

Figure 10 : Nombre de hérissons observés et conditions climatiques en fonction du temps (d'après Parkes, 1975).



Sur la Figure 10, on peut remarquer un décalage d'environ deux mois entre les températures les plus basses et la plus grande rareté des observations. Ainsi, deux mois cumulés d'augmentation ou de diminution de la température ambiante pourraient être nécessaires pour induire ou stopper l'hibernation respectivement (Parkes, 1975).

Tableau 5 : Effet des conditions climatiques sur le nombre de hérissons détectés par heure de prospection. La limite de température utilisée entre « chaud » et « froid » est de 8°C ; les jours humides correspondent *a priori* aux jours comprenant des averses. L'étude comporte des relevés sur 1,5 ans dont un hiver austral (d'après Parkes, 1975).

Conditions climatiques	Nombre moyen de hérissons par heure de recherche
Sec et chaud	7,04 ±0,57
Sec et froid	5,05 ±0,58
Humide et chaud	4,24 ±0,77
Humide et froid	2,90 ±1,07

Des études expérimentales ont également été réalisées pour tester l'importance de ce paramètre dans l'induction de l'hibernation. Le fait de placer des hérissons dans une pièce à 11 °C maximum pendant 48 heures a ainsi conduit plus de la moitié des hérissons (11 sur 23) dans un état de torpeur (Fowler, 1988b).

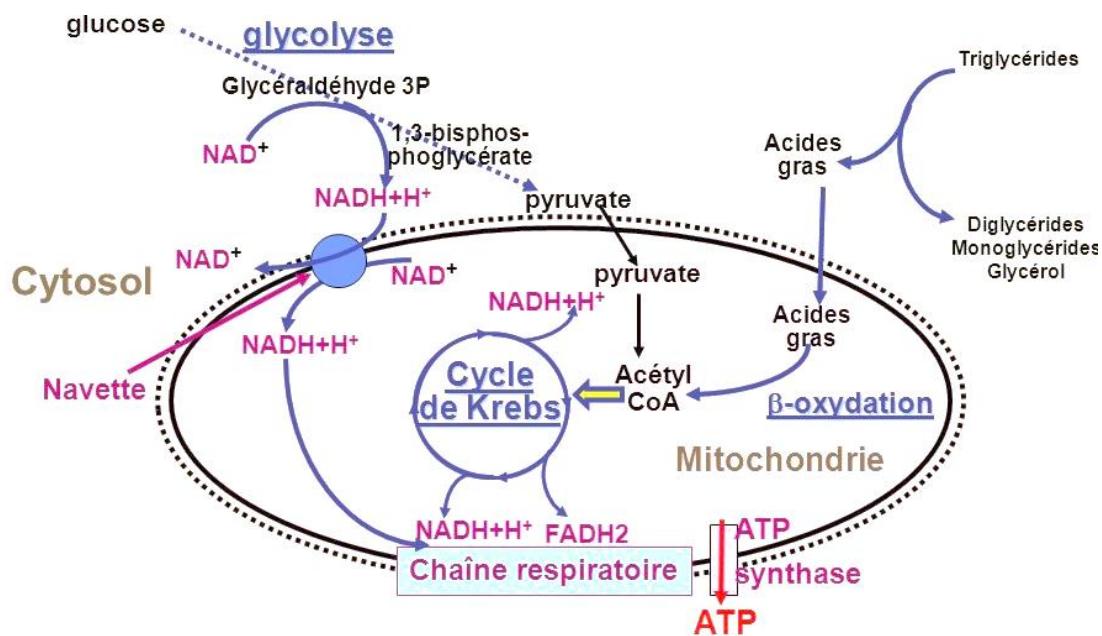
c. Diminution de la disponibilité des ressources alimentaires

L'hibernation peut intervenir chez de nombreuses espèces, dans des habitats variés et parfois plutôt à la saison sèche. Elle survient généralement à des périodes où l'on observe une diminution de la disponibilité des ressources alimentaires qui pourrait constituer le véritable mécanisme inducteur et non les variations de températures *per se*. Il n'est cependant pas exclu que l'effet déclencheur d'un jeûne provoqué par la raréfaction des proies soit renforcé par des dépenses énergétiques accrues sous l'effet du froid (Geiser, 2013). Webb et Ellison (1998) ont pu montrer que sous des conditions ambiantes hivernales naturelles, les hérissons néo-zélandais, soumis à une restriction alimentaire correspondant à 1/8^{ème} de leur ration quotidienne moyenne entraient facilement en hibernation après 48 heures de ce régime au maximum.

Les données présentées ci-dessous ont été obtenues chez des espèces de petits mammifères hibernant autres que le hérisson. On peut cependant supposer que le fonctionnement reste similaire chez l'espèce d'intérêt.

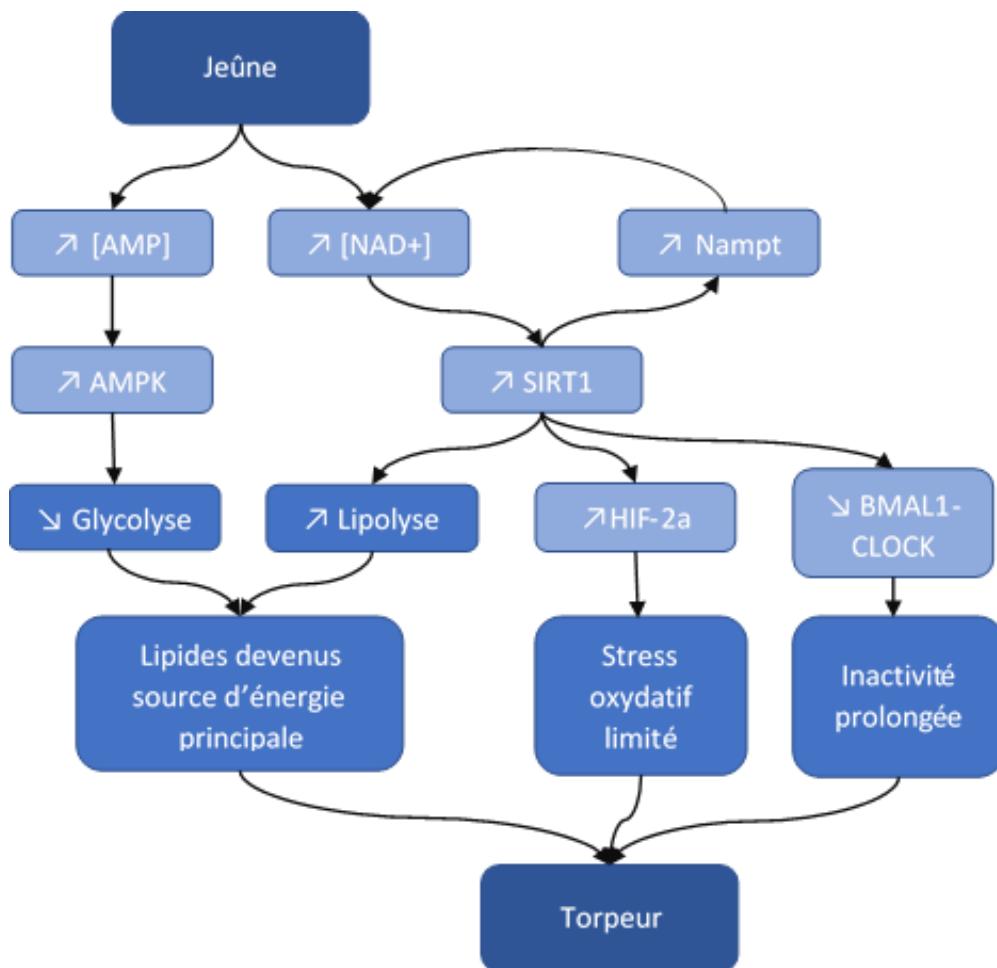
Au niveau métabolique, la restriction alimentaire génère un stress signalé par une augmentation relative des concentrations des molécules universelles que sont le NAD+ et l'ADP ou l'AMP par rapport à leur pendants NADH et ATP. En effet le NADH et l'ATP sont les carburants les plus courants de la cellule pour réaliser de nombreuses réactions, et le NAD+ et l'ADP (voire l'AMP) sont leurs formes utilisées. Il faut par exemple du glucose, fourni par le sang pour convertir à nouveau ces dernières en NADH et ATP (Figure 11). En cas de jeûne, les quantités des formes utilisées vont donc augmenter tandis que les formes utilisables vont diminuer. La cellule va alors chercher à économiser de l'énergie en ralentissant son métabolisme, ainsi qu'en modifiant la voie d'apport de l'ATP en recourant à la lipolyse. Ces deux stratégies sont justement largement utilisées au cours de l'hibernation (Melvin et Andrews, 2009 ; Klug et Brigham, 2015).

Figure 11 : Voies métaboliques majeures constituées par la glycolyse, le cycle de Krebs et la chaîne respiratoire, permettant la formation de NADH et d'ATP grâce à l'oxydation de glucose et d'acides gras (Olivier, 2013).



De plus, l'augmentation de la concentration intracellulaire de NAD⁺ va agir sur des molécules contrôlant habituellement le rythme circadien et le métabolisme. Elle accroît ainsi l'activité de différentes enzymes généralement au moyen de réactions de désacétylation (Figure 12). Ces modifications inactivent le complexe BMAL1 / CLOCK, inhibant l'expression de gènes impliqués dans le rythme circadien et donc bloquant ou ralentissant ce dernier (Melvin et Andrews, 2009).

Figure 12 : Schéma bilan des différents processus impliqués dans la mise en place de la torpeur aux niveaux cellulaire et moléculaire, permettant notamment de connecter réduction des ressources alimentaires, torpeur et mécanismes de protection cellulaire (Melvin et Andrews, 2009).



Certaines substances sont capables d'induire l'hypothermie. Parmi les molécules endogènes concernées, figure la 3-iodothyronamine (T1AM). Elle a été isolée dans le cerveau de rats (*Rattus norvegicus*), de souris et de cochons d'Inde (*Cavia porcellus*), ainsi que dans le foie et le sang de souris. L'injection de cette molécule à des souris entraîne une hypothermie avec une température corporelle de 30 °C pendant deux heures avant une remontée progressive, pour un retour à la normale au bout de six à huit heures. Dans cet état, la souris manifeste des signes conformes à un état de torpeur : inactivité, baisse de la fréquence cardiaque, dos voussé, paupières tombantes. La 3-iodothyronamine est produite à partir de la thyroxine, une hormone thyroïdienne impliquée dans le métabolisme de l'organisme. La disparition de cette dernière au profit de T1AM pourrait donc entraîner un ralentissement du métabolisme, une réduction subséquente de la thermogenèse et donc une hypothermie renforçant l'effet de T1AM. Cette molécule induit également une lipolyse accrue chez des hamsters russes (*Phodopus sungorus*) pendant plusieurs heures après injection.

Elle pourrait donc connecter hypothermie, hypométabolisme et lipolyse et donc, par extension, jeûne et hibernation (Andrews, 2007 ; Melvin et Andrews, 2009).

La disponibilité alimentaire ne peut cependant pas être la seule explication à l'hibernation du hérisson car on en trouve hibernant en centre de soins, même si on leur conserve l'accès à de la nourriture (South *et al.*, 2020b ; observation personnelle).

d. Réduction de la photopériode

Un autre paramètre environnemental, propre à l'hiver est la photopériode réduite. En général, cela se traduit par une augmentation de la concentration en mélatonine dans l'organisme. Celle-ci est effectivement élevée chez les hérissons notamment lorsque la photopériode est inférieure à 10 heures de lumière par jour, seuil également observé chez d'autres espèces (Fowler, 1988a).

L'influence de la lumière sur l'hibernation pourrait également s'exercer par l'intermédiaire du rythme circadien (jour-nuit), qui se trouve aussi sous l'influence de la mélatonine. Vignault et Saboureau (1993) ont ainsi constaté que l'entrée en torpeur s'effectuait pendant la nuit chez 75 % de leurs hérissons en enclos. Fowler et Racey (1990) notent une entrée en hibernation survenant à 1 h 45 ± 5 h donc également pendant la scotopériode.

Enfin, l'expression d'une enzyme importante pour l'hibernation dont nous parlerons plus tard, la pyruvate déshydrogénase kinase 4 (PDK4), varie en général selon un rythme circadien mais des variations sont également observées en lien avec l'hibernation (Andrews, 2007).

Le rôle précis de la photopériode en tant que paramètre pouvant influencer l'hibernation reste indéterminé.

e. Influence d'une combinaison de plusieurs conditions environnementales

En comparant expérimentalement des hérissons privés de nourriture et soumis à des températures ambiantes différentes, les individus placés à 5 °C ont perdu 150 g en 210 jours alors que ceux exposés à 20 °C perdaient le même poids en 95 jours seulement (Cherel *et al.*, 1995). Cela montre d'abord que dans les deux cas les hérissons sont entrés en torpeur, car sinon ils auraient beaucoup plus rapidement atteint ce seuil de 150 g, mais aussi que la torpeur était probablement plus profonde ou conservée pendant une période de temps proportionnellement plus longue à 5°C. Ainsi, une combinaison de plusieurs facteurs pourrait être nécessaire pour induire l'hibernation. Lors d'une autre expérience, Fowler (1988b) montre également que la restriction alimentaire associée à une température ambiante inférieure à 11 °C déclenche la torpeur chez 31 hérissons sur 35 versus seulement 11 sur 23 disposant de nourriture à volonté. Soumis à la même température ambiante, 7 hérissons sur 15 entrent en torpeur quand ils sont exposés à une photopériode de 24 h contre 12 sur 16 avec 18 heures de lumière quotidienne et 23 sur 27 placés dans une obscurité permanente (Fowler, 1988b). La modulation de ces différents paramètres permet l'entrée en torpeur d'un nombre variable de hérissons en fonction des paramètres choisis. On peut cependant noter, qu'à l'exception d'une femelle gestante, tous les hérissons soumis à une température basse, une restriction alimentaire et au moins six heures d'obscurité quotidienne (moins que l'été en France) ont hiberné. Cela suggère que la photopériode joue un rôle mineur sur ce phénomène par rapport aux deux autres facteurs. Ce rôle n'est cependant pas négligeable car elle

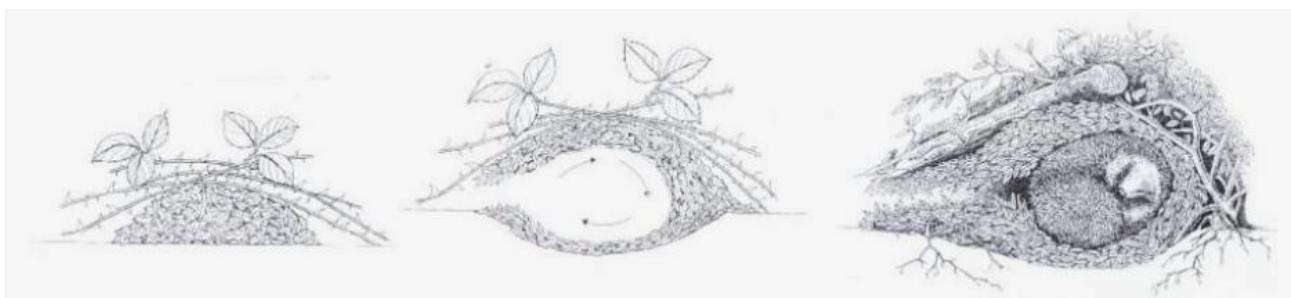
peut contrebalancer les effets de la température dans une certaine mesure, une obscurité permanente et une température de 11 °C permet d'obtenir autant d'individus hibernants qu'une température de 5 °C avec davantage de lumière (Fowler, 1988b). Ces trois facteurs sont très souvent utilisés pour provoquer l'hibernation en conditions expérimentales chez différentes espèces. Leur efficacité est pourtant souvent plus marquée après l'équinoxe d'automne, chez des animaux relativement lourds (Andrews, 2007). L'hibernation semble donc nécessiter la conjonction de certains facteurs endogènes, comme le poids et une préparation des individus.

B. Préparation du hérisson

a. Constituer ou trouver des *hibernacula*

Le hérisson d'Europe utilise un abri particulier pour hiberner, appelé *hibernaculum*, même si Haigh (2011) signale au moins une utilisation à cette fin d'un nid de « la saison active ». Entre octobre et novembre, les hérissons se déplacent ainsi dans des zones broussailleuses pour y construire leurs *hibernacula* (Haigh, 2011). Ils collectent des feuilles sèches, de préférence larges, dans leur mâchoire, pour en constituer un tas à l'endroit qu'ils ont choisi, généralement contre un support fixe relativement solide. Lorsque le tas est suffisamment volumineux, on suppose qu'ils se glissent à l'intérieur, se mettent en boule et roulent sur eux-mêmes. Le mouvement imprimé par cette rotation lui permet d'obtenir une structure stratifiée compacte de 20 centimètres d'épaisseur au maximum et de 30 à 60 centimètres de diamètre (Figure 13) (Morris, 1973 ; Hoeck, 1987 ; Haigh, 2011 ; Bearman-Brown *et al.*, 2020). Elle est normalement suffisamment solide pour rester en place une fois que le hérisson en sort. Morris (1973) a décrit deux *hibernacula* constitués intégralement d'herbe mais ne les a jamais trouvés occupés. En plus des feuilles, les *hibernacula* utilisés peuvent contenir des brindilles, de la mousse, voire des morceaux de corde ou de plastique (Rautio, 2014 ; Bearman-Brown *et al.*, 2020).

Figure 13 : Schématisation de la construction d'un *hibernaculum* par le hérisson (Denaes, 2019, d'après Reeve, 1994).



La construction des *hibernacula* est saisonnière et serait corrélée à la température ambiante (Morris, 1973). En Norvège, les mâles les plus lourds commenceront même à se déplacer vers les zones d'hibernation dès le début du mois d'août (Rautio, 2014).

Ces nids particuliers sont généralement au niveau du sol, aménagés sous un buisson par exemple. Ils ne semblent pas orientés dans une direction particulière ni conçus pour être à l'abri du soleil (Morris, 1973). Ils permettent une certaine isolation thermique : Walhovd (1979) a ainsi mesuré

des températures ambiantes hivernales oscillant entre -11 et 13 °C, souvent proches de zéro (> 50 % du temps) et/ou positives (80 % du temps). En comparaison, les températures dans les *hibernacula* étaient généralement comprises entre 0 et 4 °C et au-dessus de 0 °C 78 à 99 % du temps selon les nids, valeurs se rapprochant de la température corporelle des hérissons à cette période (Walhovd, 1979). Ces abris étaient de plus assez résistants à l'humidité et à la décomposition, si bien que 30 % des nids pouvaient persister d'un hiver à l'autre. Une faible partie d'entre eux étaient même réutilisés l'année suivante, mais la plupart du temps résistaient plutôt entre un et cinq mois. Un temps humide accélérerait leur décomposition. Ceux construits dans des buissons et ainsi adossés sur un support persistaient plus longtemps (Morris, 1973).

Les localisations préférentielles pour ces nids sont :

- Au Danemark, pour 55 % dans des forêts (Jensen, 2004).
- En Irlande, pour 70 % dans des haies, dont la moitié situées en limite de terres cultivées, un peu moins de la moitié en bordure de friches et le reste à proximité de pâturages (Haigh, 2011).
- En Norvège, sous des monticules de mousses ou des racines d'arbre, dans des forêts de conifères (Rautio, 2014).

Dans l'ensemble, on retrouve surtout des environnements qui peuvent offrir des matériaux et supports pour la construction et la persistance des *hibernacula*, ceci expliquant l'exploitation moindre des zones de pâture à cette fin contrairement aux autres (Haigh, 2011 ; Bearman-Brown et al., 2020). La forêt pourrait également préserver pour partie les hérissons de la pluie, du vent et du gel (Baldwin, 2020b). Ils peuvent aussi hiberner dans des jardins de zones plus ou moins urbanisées, si les propriétaires ne retirent pas trop les feuilles mortes, les brindilles et conservent les buissons dont ils ont besoin (Rautio, 2014 ; Gazzard et Baker, 2020). Les hérissons semblent repérer les lieux propices à l'hibernation dès l'automne car dans le cas des jardins, aucun n'était utilisé uniquement au cours de l'hiver dans l'étude de Gazzard et Baker (2020).

Morris (1973) a observé qu'un tiers des nids construits n'était jamais occupé. Cela peut montrer l'importance d'une bonne construction pour une hibernation optimale. Si la structure n'offre pas une protection suffisante, les hérissons en excluent l'usage. D'autres *hibernacula* finalement utilisés étaient restés vacants pendant assez longtemps. Les hérissons pourraient ainsi construire des nids d'avance pour faire face à des situations difficiles. Ces animaux hibernent seuls, ainsi que l'a vérifié l'étude de Hoeck (1987) dans laquelle des hérissons étaient suivis par radio-télémétrie. Cependant 3 *hibernacula* sur 167 de l'étude de Morris (1973) laissaient supposer la présence de deux hérissons hibernant ensemble. Il pourrait s'agir d'un jeune et sa mère par exemple.

Un nouveau type de nid intermédiaire entre l'abri fréquenté en période active et l'*hibernaculum* a été décrit par Rautio (2014), appelé nid de pré-hibernation. Il serait utilisé lors de la préparation à l'hibernation et pourrait potentiellement servir de nid de secours en cas de destruction de l'*hibernaculum*. Comme les *hibernacula*, ces nids sont plutôt construits dans les forêts, vers la fin de l'été et sont plus solides que les nids de la période active. Leur construction pourrait être associée au climat froid car cette étude a eu lieu en Norvège, un des endroits les plus au nord parmi ceux qu'occupent les hérissons (Rautio, 2014).

b. Prise de poids et notamment de masse adipeuse

En plus de la construction de leur *hibernacula*, les hérissons doivent constituer des réserves. Contrairement à certaines espèces comme le grand hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*), ils ne

constituent pas un stock physique de nourriture où s'approvisionner au fur et à mesure de l'avancement de la période de pénurie alimentaire (Siutz *et al.*, 2016). Ils vont se contenter d'accumuler des réserves adipeuses dans leur organisme, à l'instar des spermophiles arctiques (*Urocitellus parryii*) qui doublent ou triplent leur consommation alimentaire quotidienne et multiplient leur poids par plus de 1,5 avant l'hibernation (Klug et Brigham, 2015). Les hérissons pourraient ingérer jusqu'à l'équivalent de 20 % de leur poids et boire plus de 300 ml en l'espace d'une soirée d'automne (Baldwin, 2020b) ce qui est réaliste car ils pourraient ingurgiter 157 g en une nuit en temps normal (Mennessier, 2013). L'accumulation de réserves adipeuses – dans les tissus adipeux blanc et brun - implique une réduction de la lipolyse et une augmentation de la lipogenèse.

La mise en place d'une hyperphagie transitoire n'est possible qu'à condition que les signaux habituels du niveau d'adiposité de l'organisme ne soient pas produits ou soient ignorés. L'un d'eux est la leptine, une hormone habituellement produite par le tissu adipeux blanc qui contrôle en partie la prise alimentaire. Chez la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*), sa concentration sanguine continue d'augmenter en même temps que s'accumulent les lipides, mais sans induire de baisse d'appétit. Il y aurait donc une résistance saisonnière à ce signal. Chez la petite chauve-souris brune (*Myotis lucifugus*), la sécrétion de leptine augmente au début de la prise de poids mais diminue ensuite. Chez le spermophile arctique enfin, l'appétit est inhibé par l'injection de leptine, ce qui suggère un mécanisme similaire à la petite chauve-souris brune avec une moindre sécrétion hormonale en saison d'hibernation (Klug et Brigham, 2015).

Une autre hormone connue comme stimulant l'appétit cette fois, est la ghréline. Chez le spermophile à manteau doré (*Callospermophilus lateralis*), sa concentration est plus importante au cours de la période de pré-hibernation que le reste de l'année. Il existerait donc un mécanisme permettant d'obtenir ce résultat sans que les signaux d'adiposité de l'organisme ne soient activés (Klug et Brigham, 2015). De plus, la ghréline est capable d'induire un état de torpeur et d'hypothermie chez des souris grises affamées. La ghréline pourrait accroître son propre effet orexigène par la phosphorylation d'une enzyme kinase, l'AMPK. Cette enzyme contribue à stimuler l'appétit. D'autre part l'effet inhibant de l'AMPK sur la lipogenèse n'est pas observé en automne. Une expérience chez une larve de nématode (*Caenorhabditis elegans*) mutée n'étant plus capable de produire une partie de cette enzyme a montré qu'elle mourait avant la sortie de sa « torpeur » car rien ne limitait plus la consommation accélérée de ses lipides (Melvin et Andrews, 2009 ; Klug et Brigham, 2015).

Les concentrations d'insuline circulant dans le sang et le liquide cérébrospinal sont généralement proportionnelles. Sa présence dans cette dernière localisation diminue l'appétit tandis qu'une insulinémie élevée contribue à l'accumulation des lipides. Chez certaines espèces de mammifères, la concentration sanguine de cette hormone augmente au fur et à mesure de la prise de poids sans plus déclencher la sensation de satiété au niveau cérébral. Chez le grizzly (*Ursus arctos horribilis*) les adipocytes sont hypersensibles à son action et accumulent donc proportionnellement davantage de lipides pour un même niveau d'inhibition de l'appétit.

Il existe un risque de fonte d'une partie de la masse musculaire au cours de l'hibernation. Chez les spermophiles arctiques des deux sexes, des récepteurs aux androgènes sont présents en plus grand nombre au niveau des muscles et du cerveau en phase de pré-hibernation, ce qui favorise la prise de muscle sans toutefois entraîner d'effets attendus sur leur sexualité ou leur système immunitaire (Klug et Brigham, 2015).

Ainsi le hérisson pourrait bénéficier de modifications similaires de sécrétion ou d'action de ces différentes hormones en vue de l'hibernation.

La prise de poids enregistrée par Haigh (2011) était d'autant plus spectaculaire que les mâles atteignaient leur plus bas poids de l'année en juillet et les femelles en août, les premiers ayant probablement beaucoup maigri suite à la recherche assidue de leurs partenaires au détriment de la quête de nourriture, et les secondes suite à la gestation puis l'allaitement de la progéniture. Les mâles peuvent accumuler des réserves tout au long de l'automne, voire dès début août comme en Norvège alors que femelles doivent attendre d'avoir sevré leur dernière portée pour consacrer davantage de temps à la recherche de nourriture. Elles étendent alors leur aire de prospection (Rautio, 2014). Elles auraient, pendant le mois qui suit le sevrage une température corporelle plus stable que celle des mâles ce qui leur permettrait d'accumuler plus rapidement des réserves que si elles entraient partiellement ou temporairement en torpeur (Fowler, 1988b).

Morris (1969) et Reeve (1981) ont fait partie des premiers auteurs à noter une prise de poids générale des hérissons durant la période active, culminant en pré-hibernation. Le Tableau 6 fournit des exemples de valeurs mesurées avant et après le gain pondéral spécifique de l'automne. Fowler (1988a) rapporte également des poids culminant entre juillet et septembre selon les individus.

Tableau 6 : Poids de hérissons adultes avant et après l'engraissement de pré-hibernation observés dans différents pays.

Pays	Sexe	Poids initial (g)	Poids en fin de pré-hibernation (g)	Références
Suède	Mâle	870	1410	Kristiansson (1984), cité par Haigh (2011)
Irlande	Mâle	$1\ 026 \pm 65,10$	$1\ 192 \pm 47,61$	Haigh (2011)
	Femelle	$878 \pm 15,70$	$1\ 116 \pm 23,39$	Haigh (2011)
Finlande	Mâle	Environ 750	Environ 1 300	Rautio (2014)
	Femelle	Environ 750	Environ 1 000	Rautio (2014)
Angleterre	Mâle et femelle	600-700	900-1 000	Reeve (1982) cité par Haigh (2011)

Le Tableau 6 nous montre que les hérissons irlandais ont atteint un poids corporel notable avant même cette phase d'engraissement, ce qui peut être dû à une disponibilité importante des ressources alimentaires sur l'île (Haigh, 2011). Dans ce pays au climat doux, ils n'auraient pas besoin d'accumuler autant de réserves que les hérissons vivant sous des latitudes moins clémentes comme la Suède et la Finlande, où notamment les mâles abordent l'hiver avec des poids conséquents.

Les jeunes de l'année, sevrés à 250 g environ, doivent proportionnellement grossir davantage. Ainsi en Irlande, leur poids augmentait de 180 ± 60 % entre leur première capture et l'hibernation. Le poids maximal atteint par un jeune a ainsi été de 1024 g juste avant l'hibernation, suite à un gain de 289 % en moins de deux mois. Cette croissance peut être favorisée par des conditions et des ressources locales favorables (Haigh, 2011). Il semblerait que les issues de deuxième portée croissent plus rapidement que ceux des premières, selon les observations de Wilson et Bunnel (2009) en centre de soins.

Un poids minimal est requis pour survivre à l'hiver ; ce seuil dépend de la localisation (Tableau 5) et probablement également des objectifs du prescripteur. En effet, Bunnel (2002) travaillant en centre de soins, veut être sûr que le hérisson relâché survive effectivement, alors que les autres valeurs correspondent plutôt au poids à partir duquel le jeune hérisson peut espérer survivre, sans pour autant le garantir.

Tableau 7 : Poids minimal observé sur le terrain ou supposé nécessaire permettant de survivre à l'hibernation.

Pays	Poids (g)	Références
Irlande	475	Haigh (2011)
Danemark	513	Jensen (2004)
Suisse	700	Kristiansson (1990) cité par Denaes (2019)
Nouvelle-Zélande	300	Brockie (1990) cité par Denaes (2019)
Angleterre	500 (450-650)	Reeve (1981), Morris (1984), cité par Haigh (2011) et Bunnel (2002)

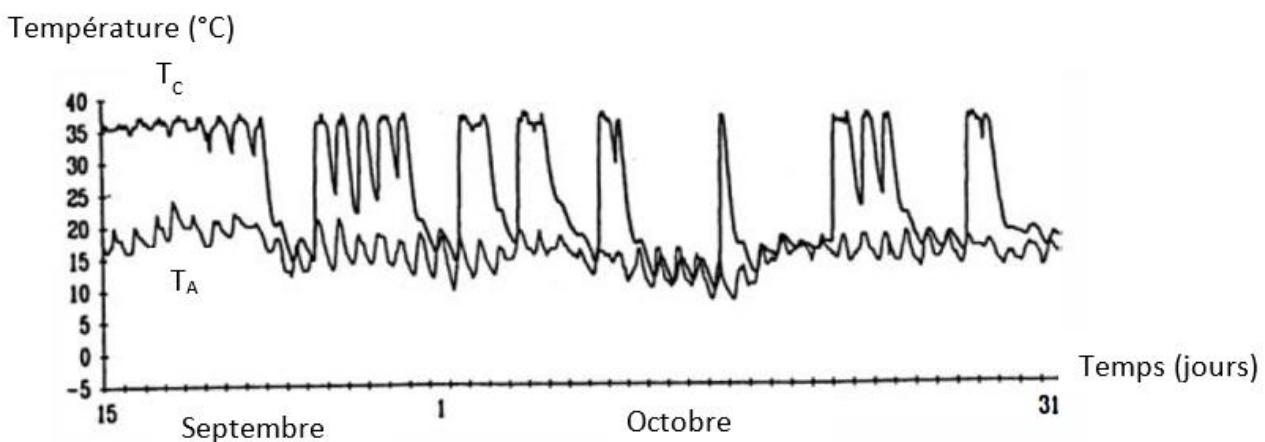
L'augmentation de la prise alimentaire peut être combinée à une diminution des dépenses énergétiques en automne, accentuant ainsi l'accumulation des lipides dans l'organisme (Tähti, 1978 cité par Mennessier, 2013).

Chez les espèces hibernantes, les lipides libérés par le tissu adipeux blanc dans la circulation pourraient signaler à l'organisme que les réserves sont suffisantes pour entrer en torpeur (Melvin et Andrews, 2009). Cela pourrait expliquer pourquoi ce sont généralement les hérissons les plus lourds qui entrent les premiers en hibernation (Jensen, 2004 ; Haigh, 2011).

c. Augmentation de la fréquence des phases de torpeur

La pré-hibernation chez les hérissons, telle qu'enregistrée de septembre à octobre dans un parc en France serait caractérisée par de courtes hypothermies nocturnes, de douze heures maximum, caractérisée par une température corporelle pouvant chuter jusqu'à 20 °C chez certains individus. Le pourcentage d'individus retrouvés en torpeur « augmente progressivement à partir de septembre », alors que la température extérieure reste généralement comprise entre 15 et 20 °C « et atteint des valeurs élevées (voisines de 90 %) fin novembre - début-décembre » (Vignault et Saboureau, 1993). Un exemple de relevé est disponible sur la Figure 14. Fowler et Racey (1990) et Rautio (2014) ont observé que les hérissons restaient davantage dans leur nid pendant la période de pré-hibernation, probablement en lien avec ces phases de torpeur. Ces phases décrites par Fowler et Racey (1990) ont été observées toute l'année en Écosse mais près de 80 % d'entre elles ont eu lieu en août et septembre. Selon leurs mesures, elles duraient environ cinq heures, et la température corporelle mesurée par capteur intrapéritonéal atteignait $25,8 \pm 3,1$ °C. Cependant, seulement 20 % d'entre elles survenaient immédiatement avant la période d'hibernation. Leurs durées n'étaient pas corrélées à la température extérieure ni au poids des individus (Fowler et Racey, 1990). Elles étaient plus fréquentes chez le mâle que chez la femelle (Vignault et Saboureau, 1993), ce qui coïncide avec la température corporelle plus stable des femelles signalée précédemment.

Figure 14 : Température ambiante (Ta) et température corporelle (Tc) chez un hérisson au mois de septembre et octobre, relevées par Vignault et Saboureau (1993).



Ces épisodes de torpeur pourraient correspondre à une augmentation progressive de la sensibilité du hérisson aux facteurs environnementaux pouvant déclencher l'hibernation, notamment la photopériode, mais cela n'expliquerait pas qu'ils soient moins présents juste avant son démarrage effectif. Il pourrait s'agir également d'une forme de test avant l'hibernation ; ces torpeurs épisodiques pourraient également contribuer à économiser les réserves énergétiques en phase d'accumulation (Fowler et Racey, 1990 ; Vignault et Saboureau, 1993).

4. Hibernation

Le hérisson se prépare plusieurs mois à l'avance, pour une période qui s'annonce longue et froide. Les modifications importantes associées à cette torpeur prolongée vont être étudiées dans cette nouvelle partie.

A. Perturbations systémiques

a. Baisse de la température corporelle

Le premier paramètre modifié se rapporte à la définition même de la torpeur. Il s'agit de la température corporelle du hérisson qui décroît à la vitesse d'environ $7,9 \pm 1,9$ °C par heure. La valeur atteinte est étroitement corrélée à la température ambiante (Fowler et Racey, 1990) se stabilisant à environ 1 à 2,5 °C voire parfois moins de 1 °C au-dessus de celle-ci, sous conditions environnementales fixées artificiellement (plus de détail dans le **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**) (Laukola, 1980 ; Webb et Ellison, 1998). C'est également le cas en conditions naturelles, où un décalage de 2 à 3 heures ainsi qu'une amplitude de variation plus faible de 1 à 3 °C sont observés entre les variations de température ambiante et celles de la température corporelle. En France, la température corporelle diminue donc à partir d'octobre pour atteindre environ 15°C puis chute de plus en plus jusqu'à 1,5 à 3 °C à partir de décembre. Une température corporelle de 0,5 °C a même été mesurée sur deux femelles lors d'un épisode de grand froid (Vignault et Saboureau, 1993). Au Royaume-Uni, au cours de la phase d'étude, la température corporelle était

maximale en septembre avec une valeur de $17,7 \pm 1,0$ °C et minimale en décembre à $5,2 \pm 0,9$ °C (Fowler et Racey, 1990). En Russie, lorsque la température extérieure se situait entre – 4 et – 6 °C des températures corporelles négatives ont même été rapportées chez huit individus, la plus basse mesure étant - 1,33 °C. Ces niveaux de températures, mesurés dans la cavité péritonéale des hérissons, pouvaient persister pendant toute la phase d'hypothermie, en fonction des variations de la température extérieure (Rutovskaya *et al.*, 2019).

La température corporelle n'est toutefois pas totalement hors de contrôle. Chez les espèces hibernantes, elle resterait au-dessus d'une valeur minimale propre à chacune d'entre elles. Une chute en deçà de ce seuil entraînerait alors une thermogénèse accrue permettant de recouvrer le *statu quo ante* et d'éviter ainsi les dommages tissulaires que pourrait provoquer une trop faible température (Geiser, 2013 ; Klug et Brigham, 2015). Cette valeur seuil serait sous contrôle hypothalamique soit la zone de l'encéphale contrôlant habituellement la température corporelle des homéothermes. Seraient impliqués plus particulièrement des récepteurs A1 localisés au niveau de l'aire pré-optique qui contrôleraient la température corporelle et le déclenchement du réchauffement du corps en cas de nécessité. Ces récepteurs seraient activés par l'adénosine 5'-monophosphate (AMP) dont la concentration suit en général un cycle circadien. Même si le rôle précis de ces récepteurs reste à déterminer, leur activation semble nécessaire à la mise en place de la torpeur et leur blocage empêche ou perturbe l'hibernation. L'induction d'un état semblable à une torpeur est même possible par des agonistes de ces récepteurs chez le rat, qui n'est pas une espèce hibernant. Cette induction n'est pas contre possible chez le spermophile arctique qu'en hiver. Ce résultat suggère que ces récepteurs ne seraient exprimés en quantité suffisante qu'en cette saison chez cette espèce hibernante. L'AMP permet également de réduire l'activité des neurones responsables de l'induction d'un réchauffement en réponse à un épisode de froid, maintenant ainsi la température corporelle à un niveau faible (Klug et Brigham, 2015).

Cette hypothermie est étroitement corrélée au ralentissement du métabolisme du hérisson qui génère de la chaleur au sein de l'organisme (Andrews, 2007). C'est pourquoi un grand nombre de fonctions, de systèmes et de réactions s'en trouvent alors perturbées.

b. Modifications hormonales

Peu d'études ont porté sur les hormones du hérisson.

La mélatonine, « l'hormone du sommeil » qui est influencée par la photopériode, est logiquement impliquée dans l'hibernation. Elle semble en effet suivre chez cette espèce un cycle annuel dont la concentration plasmatique est maximale entre novembre et février, lorsque la durée du jour est inférieure à dix heures. Il s'agit de la même durée de photopériode « clé » que pour d'autres espèces (Fowler, 1988a). Il pourrait s'agir d'un signal indiquant à l'organisme la période d'hibernation.

L'hormone thyroïdienne thyroxine (T4) est douze fois moins produite en hiver qu'entre février et août. Il semblerait que cette diminution soit en lien avec le jeûne ; des observations similaires ont été faites chez différentes espèces hibernant mais aussi chez le rat. Au contraire, les concentrations de thyroxine culminaient dans l'organisme lorsque le gain de poids était maximal, soit durant la phase de préparation de l'hibernation (Fowler, 1988a). Chez le hérisson, la baisse de la thyroxinémie peut être la conséquence d'une augmentation de sécrétion de somatostatine. Des études sur

d'autres espèces montrent que la somatostatine inhibe la sécrétion de TSH. Or cette hormone stimule la sécrétion de thyroxine (Nürnberger *et al.*, 1986). Les variations de cette dernière semblent assez bien corrélées avec l'hibernation car les taux circulants restent faibles tout au long de l'hibernation, soit plus longtemps au Royaume-Uni que dans le sud de la France (Fowler, 1988a). Cette hormone régule en partie le niveau métabolique de l'organisme. En parallèle, l'ARN messager de la protéine liant les hormones thyroïdiennes T3 et T4 dans le sang est quinze fois plus présent dans le foie de spermophiles à manteau doré hibernant par rapport à la période d'activité estivale. Or cette séquestration les empêche de jouer leur rôle de signal. Ce mécanisme pourrait jouer un rôle dans l'initiation de l'hypothermie en réduisant l'activité de stimulation du métabolisme par ces hormones et en augmentant donc la part de T1AM envisagée précédemment (Andrews, 2007).

La mélatonine et la thyroxine sont les deux hormones dont les concentrations seraient les plus corrélées avec les variations de la photopériode, de la température ambiante ainsi que de la masse corporelle (Fowler, 1988a). Elles jouent probablement un rôle essentiel dans la perception que peut avoir l'organisme des modifications de son environnement. D'autres hormones seraient davantage le reflet de la diminution d'activité de l'organisme indiquant que l'hibernation a un impact sur une multitude de signaux. Par exemple, les teneurs de bêta-endorphines, également sensibles à la photopériode, sont plus faibles en hiver qu'en mars et septembre, ce qui correspond à la reprise de l'activité et à la reproduction (Fowler, 1988a). Au contraire, la prolactinémie est élevée pendant l'hibernation et plus réduite en été indiquant que l'axe hypothalamo-hypophysaire reste activé. La prolactine est probablement impliquée dans la régulation du cycle métabolique et reproductif du hérisson. Ses variations sont inversement proportionnelles à la testostéronémie, laquelle chute en août, reste basse toute la première moitié de l'hiver et augmente rapidement au printemps, avec des valeurs maximales observées entre février et juillet (Fowler, 1988a). La cortisolémie culminerait un pic en décembre et présenterait un cycle circannuel d'après Saboureau *et al.* (1979, cité par Fowler, 1988a) sans que le cortisol urinaire ne varie de façon saisonnière (Fowler, 1988a). L'insuline et le glucagon restent à des concentrations basses durant les phases de torpeur du hérisson, accompagnant une faible glycémie (Hoo-Paris *et al.*, 1978 ; Hoo-Paris *et al.*, 1982).

c. Modification des activités cellulaires

Les modifications à l'échelle de l'organisme ont des répercussions au niveau cellulaire. En effet, la majorité des réactions enzymatiques ne sont possibles qu'autour d'un optimum, dans un intervalle de températures réduit, générant une réduction de leur nombre et donc du métabolisme global au fur et à mesure que la température décroît. D'autres mécanismes inhibiteurs s'ajoutent cependant à cette limitation thermodynamique, pour réduire encore davantage le métabolisme. Ainsi chez le loir gris (*Glis glis*) en hibernation, 76 % de la réduction du métabolisme seraient dus à ces mécanismes (Geiser, 2013 ; Klug et Brigham, 2015).

Un des mécanismes associés à l'inhibition du métabolisme est la phosphorylation réversible des protéines, soit la formation d'une liaison covalente entre un groupe phosphate et une protéine par une enzyme de type kinase. La réaction inverse est catalysée par une phosphatase. La phosphorylation concerne des enzymes jouant un rôle central dans le métabolisme cellulaire telle la pyruvate déshydrogénase qui joue un rôle primordial dans la production d'ATP, carburant de la cellule. Chez le spermophile à manteau doré, la phosphorylation fait chuter la proportion d'enzyme active de la pyruvate déshydrogénase de 80 % en période d'euthermie à moins de 4 % en phase d'hibernation. De façon similaire, le niveau d'activité de l'hexokinase convertissant le glucose en

glucose-6-phosphate, permettant son entrée dans les cellules et son utilisation dans la glycolyse diminuait d'un tiers entre phases d'euthermie et d'hibernation. Un mécanisme équivalent peut être appliqué à la pompe Na⁺/K⁺-ATPase chez le spermophile à manteau doré, réduisant son activité de 60 % (Klug et Brigham, 2015).

La synthèse des protéines est également réduite de moitié chez le spermophile à manteau doré hibernant (Klug et Brigham, 2015). Malgré l'inhibition de nombreuses réactions, l'homéostasie cellulaire doit être maintenue pour prévenir les dommages irréversibles, par exemple le maintien des gradients ioniques transmembranaires, les activités de réparation de l'ADN ou la synthèse de certaines protéines (Speakman, 1997). Ainsi 34 % des synthèses protéiques des spermophiles rayés euthermiques sont maintenues pendant l'hibernation au niveau cérébral, contre seulement 15 % au niveau rénal. L'inhibition ciblée des synthèses peut se faire par le biais de protéines SUMO se liant à des facteurs de transcription et les désactivant (Klug et Brigham, 2015). Toutefois les quantités de la plupart des ARNm et des protéines cellulaires ne subissent pas de trop fortes diminutions au cours de l'hibernation. Cela s'explique d'abord par une diminution des réactions de dégradation sous l'effet de la baisse de la température corporelle. D'autres processus accroissent également la durée de vie de ces molécules. Les queues poly-A de l'ARNm seraient ainsi plus robustes et des protéines de stabilisation seraient davantage exprimées et se lieraient à ces molécules (Klug et Brigham, 2015).

Une température corporelle plus basse réduit la fluidité des membranes cellulaires ainsi que l'activité des pompes transmembranaires. Il devrait en résulter des fuites ioniques, donc des perturbations des gradients ioniques et donc du fonctionnement des cellules. Une adaptation liée à l'hibernation permet de prévenir ce risque en augmentant la proportion d'acide linoléique (insaturé en position 6) par rapport à des acides insaturés en 3 (Klug et Brigham, 2015). Cependant ce mécanisme serait moins prononcé chez le hérisson, qui doit bénéficier d'autres adaptations impliquant des modifications de ses acides gras. Le changement de la position de l'insaturation limiterait l'augmentation de leur nombre, réduisant ainsi les risques d'oxydation par des radicaux libres, laquelle serait accrue pendant l'hibernation (Klug et Brigham, 2015). D'autres modifications pourraient également limiter le stress oxydatif, comme l'insertion de céramides dans les membranes ou la production de facteurs de transcription spécifiques, comme HIF-2a (Figure 12). En conséquence de ces mécanismes, le cortex cérébral et le foie du spermophile arctique ne semblent pas souffrir de stress oxydatif (Melvin et Andrews, 2009). On ignore cependant si de telles modifications bénéficient également au hérisson.

Une autre homéostasie importante à maintenir concerne le calcium. Les animaux hibernant peuvent maintenir cet équilibre à basse température. Par exemple, les spermophiles de Colombie (*Urocitellus columbianus*) présentent un nombre réduit de canaux calciques dans leurs membranes comparés aux rats, et les spermophiles de Richardson (*Urocitellus richardsonii*) possèdent moins de pompes Ca²⁺-ATPase avec un seuil d'activation plus élevé dans les muscles lisses par rapport aux cochons d'Inde (Klug et Brigham, 2015).

d. Source d'énergie

Le glucose est peu disponible durant l'hibernation suite au jeûne et aux faibles réserves de glycogène hépatique (Laukola, 1980). La glycémie reste faible durant la torpeur (Hoo-Paris *et al.*, 1978 ; Hoo-Paris *et al.*, 1982 ; Cherel *et al.*, 1995). Dans l'étude de Cherel *et al.* (1995) l'alaninémie

l'était également, or cet acide aminé est celui qui est le plus souvent utilisé chez les mammifères au cours de la néoglucogenèse. Les quantités d'acides gras libres et de bêta-hydroxybutyrate étaient multipliées respectivement par trois et soixante-dix dans le sang (Cherel *et al.*, 1995). Cela traduisait une stimulation de la voie des cétones qui permet l'utilisation de ses dérivés en lieu et place du glucose au niveau des muscles et du cerveau. A basse température le bêta-hydroxybutyrate passerait la barrière hémato-encéphalique plus facilement que le glucose (Melvin et Andrews, 2009). Ces cétones sont formées à partir de lipides dont les stocks diminuent fortement au cours de l'hibernation (Laukola, 1980 ; Cherel *et al.*, 1995). Un autre indicateur est représenté par la modification du quotient respiratoire qui correspond à la quantité de dioxyde de carbone produit par l'organisme comparé à la quantité de dioxygène utilisé. Il est de 0,7 chez le hérisson en hibernation contre plus de 0,8 en période d'euthermie. Cette valeur est conforme à ce qui est observé lorsque les lipides sont utilisés comme source d'énergie principale (Klug et Brigham, 2015).

Différentes enzymes permettant l'utilisation du glucose comme source d'énergie principale chez les mammifères sont inhibées au cours de l'hibernation, ce qui permet de réduire le métabolisme global de l'organisme mais aussi de favoriser certaines sources d'énergie alternative au glucose. Cette régulation peut se faire au niveau des gènes. Par exemple, les gènes de l'enzyme inactivant la pyruvate déshydrogénase sont davantage stimulés au niveau du cœur, des muscles squelettiques et du tissu adipeux blanc des spermophiles rayés durant l'hibernation, ce qui a pour conséquence finale de bloquer la glycolyse. De façon intéressante, l'expression de ces gènes chez le rat noir (*Rattus rattus*) est cyclique au cours de la journée et maximale pendant les périodes d'obscurité (Andrews, 2007). Dans les mêmes tissus, la triacylglycérol lipase pancréatique (PTL) est également davantage produite et stimulée. Cette enzyme libère des acides gras à partir des adiposomes, utilisés ensuite dans la voie de la bêta-oxydation permettant de produire de l'acétyl-CoA et donc de l'ATP. De plus, cette enzyme a la particularité d'être encore très efficace à basse température jusqu'à 0 °C, une particularité qui est conservée parmi les mammifères (Melvin et Andrews, 2009 ; Klug et Brigham, 2015). Comparée à une autre lipase ayant un rôle similaire dans les mêmes tissus, elle ne subit pas les mêmes contrôles hormonaux et demeure 75 fois plus efficace. Son cofacteur est également présent en quantité augmentée. Il s'agit donc d'une enzyme plus efficace, présente en plus grande quantité et dont les réactions sont facilitées par une présence accrue de son cofacteur (Andrews, 2007 ; Melvin et Andrews, 2009).

D'autres mécanismes permettraient la réorientation du métabolisme vers l'utilisation d'une autre source d'énergie. Dans des hépatocytes de souris, l'enzyme SIRT1 stimulée par le jeûne agit sur un récepteur (PPAR α) qui va lui-même stimuler l'activation de gènes impliqués dans la lipolyse comme le gène codant le facteur de croissance des fibroblastes 21 (FGF21). Ce facteur est une hormone stimulant la lipolyse et qui prédispose les souris jeunant depuis 24 heures à entrer en torpeur. La surexpression de ce facteur chez la souris active la lipolyse, réduit la glycémie et augmente la cétonémie. Ce sont des mécanismes que l'on retrouve chez les animaux en hibernation. En parallèle, une inactivation de ce gène chez des souris perturbe la lipolyse (Melvin et Andrews, 2009). D'autre part, l'AMPK qui stimule l'appétit en pré-hibernation permet aussi d'épargner de l'ATP et de favoriser sa production. En effet, dans des hépatocytes de rat soumis à une augmentation de la concentration d'AMP imitant le jeûne *in vitro*, l'AMPK inhiberait la glycolyse (Figure 12) (Melvin et Andrews, 2009). En parallèle, la lipogenèse est également inhibée et la lipolyse stimulée. Par exemple, le micro-ARN 122a est moins transcrit dans le cœur et les muscles

squelettiques des animaux en torpeur ce qui permet de limiter la lipogenèse et de favoriser l'oxydation des acides gras (Klug et Brigham, 2015).

La composition même du tissu adipeux est par ailleurs modifiée durant l'hibernation, suite à la constitution des réserves, en lien avec des modifications du régime alimentaire du hérisson. En comparaison des autres mammifères, la diversité des acides gras des réserves adipeuses est plus importante chez cette espèce. On note qu'au cours de l'hibernation certains acides gras se raréfient (acide palmitique et palmitoléique par exemple) tandis d'autres restent en quantité stable (par exemple l'acide linoléique), ce qui suggère une utilisation préférentielle des premiers pendant cette phase de métabolisme ralenti tandis que les autres pourraient jouer un rôle plus constant dans la stabilité des structures membranaires par exemple (Laukola, 1980).

B. Dépression de nombreuses fonctions métaboliques

L'hibernation et la réduction du métabolisme associée vont avoir des conséquences spécifiques sur différentes fonctions de l'organisme.

a. *Maintien de la perfusion tissulaire malgré des modifications des fonctions cardio-respiratoires*

En premier lieu, l'activité cardiaque est considérablement affectée pendant l'hibernation. La fréquence cardiaque des hérissons s'en trouve réduite à 5 à 20 battements par minute contre environ 200 en phase d'euthermie (Kristoffersson et Soivio, 1967 ; Toutain et Ruckebusch, 1975 ; Morris et Berthoud, 1992). Kramm *et al.* (1975) observent qu'elle est d'environ 25 battements par minute en conditions expérimentales. Les taux d'hémoglobine (12 g/dL) et d'hématocrite (40 %) comme la concentration corpusculaire moyenne en hémoglobine (31,5 %) resteraient stables (Kramm *et al.*, 1975) tout en étant moins élevés que chez d'autres mammifères (14,4 g/dL d'hémoglobine chez le grand campagnol *Arvicola terrestris*) (Clausen et Ersland, 1968). De même la quantité de dioxygène fixée par l'hémoglobine serait plus faible que chez d'autres mammifères (le grand campagnol, ou le castor d'Europe *Castor fiber*) (Clausen et Ersland, 1968).

En parallèle, la fréquence respiratoire mesurée dans l'expérience de Kramm *et al.* (1975) est d'environ 13 mouvements par minute (contre 58 en activité). De plus les apnées sont fréquentes et peuvent durer de quelques minutes jusqu'à 70 minutes en conditions expérimentales (Clausen et Ersland, 1968 ; Tähti et Soivio, 1975 ; Morris et Berthoud, 1992). Un rythme de Cheyne-Stokes (respiration périodique caractérisée par des phases d'apnée et des phases d'hyperpnée) peut également être observé en l'absence de dérangement (Kristoffersson et Soivio, 1964 ; Kramm *et al.*, 1975).

Une quantité moindre de dioxygène entrerait donc dans l'organisme et serait transportée jusqu'aux différents tissus. La comparaison par Webb et Ellison (1998) de hérissons soumis à une température de 5°C a montré que la consommation en dioxygène chez les sujets hibernant correspondrait à seulement 0,5 % de celle des individus éveillés au repos, et à 1,3 % de la consommation basale (dépense énergétique minimale). La réduction du métabolisme permet donc une diminution des besoins en dioxygène.

Avec la diminution de la température, l'hémoglobine fixe plus facilement le dioxygène ce qui optimise son transport. Ce gain d'affinité est quantifiable par la mesure d'une P50 (pression partielle

de dioxygène pour laquelle l'hémoglobine est saturée à 50 %) variant de 50 à 33 mm Hg. Ce gain est plus marqué chez le hérisson que chez l'homme, le chien (*Canis lupus familiaris*) ou la marmotte commune (*Marmota monax*) ce qui suggère un mécanisme supplémentaire. Cette propriété serait en effet consécutive à la diminution de la quantité de 2,3 bi-phospho-glycérate présente dans le sang, une molécule stabilisant l'hémoglobine sous sa forme désoxygénée (Clausen et Ersland, 1968 ; Kramm *et al.*, 1975). De plus, la pression de dioxygène dissous dans le sang serait également plus élevée que chez les hérissons actifs (120 contre 111 ou 105 mm Hg) même si elle pourrait fortement diminuer pendant les apnées (10 mm Hg) dans l'expérience de Tähti et Soivio (1975). Ainsi, en complément d'une réduction des apports et des besoins, le transport et l'utilisation du dioxygène sont sensiblement optimisés au cours des torpeurs. En conséquence de la faible consommation de dioxygène, peu de dioxyde de carbone est produit. Sa pression dans le sang est abaissée à 26 mm Hg. Celle-ci peut croître au cours d'une apnée (34 mm Hg) mais reste relativement basse par rapport aux valeurs mesurées chez des animaux actifs (entre 53 et 60 mm Hg) (Tähti et Soivio, 1975).

Une concentration moindre de dioxyde de carbone dans le sang entraîne classiquement une augmentation du pH sanguin. Il était effectivement mesuré à 7,45 par Clausen et Ersland (1968) chez les hérissons en hibernation, alors qu'il était de 7,33 chez des sujets actifs en hiver et de 7,39 en été. Le pH sanguin résulte principalement du taux de bicarbonate et de la pression en dioxyde de carbone sanguins. La diminution de cette pression seule entraînerait une augmentation du pH. Le taux de bicarbonate sanguin était également plus haut chez les hérissons hibernant que chez les hérissons actifs en hiver ce qui limite la baisse du pH. Cependant ce taux est plus bas pendant les réveils que pendant l'hypothermie ; cela peut correspondre à conséquence directe ou non de la température corporelle (Tähti et Soivio, 1975).

Les propriétés de coagulation du sang du hérisson en hibernation présentent également des modifications. En effet, il coagule beaucoup plus lentement que celui d'un animal actif en été. Une augmentation de la sécrétion d'héparine pendant cette phase et la libération d' α 2-macroglobine par le foie pourraient en être le support. Ce mécanisme réduit les risques de coagulation qui serait autrement favorisée par la diminution du débit cardiaque et donc réduit la probabilité de survenue d'accident thrombotique (Suomalainen et Lehto, 1952 ; Klug et Brigham, 2015)

La fibrillation ventriculaire suivie d'arrêt cardiaque constitue un autre risque bien connu chez les mammifères dont la température corporelle est inférieure à 20 °C. Or, les mammifères hibernant conservent un rythme cardiaque sinusal avec une température corporelle proche de 0 °C. Le métabolisme calcique joue un rôle important dans cette prévention. En effet, le froid peut entraîner une fuite de calcium dans le cytosol et provoquer ces arythmies. Chez d'autres espèces hibernantes comme la marmotte commune ou le spermophile de Richardson a pu être observée une recapture plus rapide du calcium cytosolique grâce à un plus grand nombre de pompes Ca²⁺-ATPase sarcoplasmiques et moins de phospholambane, un inhibiteur de ces pompes, ainsi que des réserves de calcium sarcoplasmique plus importantes (Andrews, 2007 ; Klug et Brigham, 2015). Le calcium est également peu présent dans le cytosol d'autres cellules à faible température, chez le hérisson comparé au cochon d'Inde qui n'est pas une espèce hibernante. Cela serait permis par une augmentation du degré d'insaturation des lipides membranaires ainsi que des canaux calciques moins sensibles. La modification des membranes est observée au niveau cardiaque, mais celle concernant les canaux y est peut-être également présente (Klug et Brigham, 2015). Par ailleurs la température locale au niveau des cardiomyocytes est plus élevée que dans d'autres parties de l'organisme grâce aux réactions qui y ont lieu, comme l'hydrolyse de l'ATP permettant le

fonctionnement des pompes Ca²⁺-ATPase (Andrews, 2007 ; Klug et Brigham, 2015). Ainsi, la fuite de calcium depuis le réticulum sarcoplasmique dans le cytosol sous l'effet du froid est prévenue dans l'hibernation. Les risques d'arythmie pourraient également être diminués par une moindre innervation orthosympathique ou encore une plus faible libération de noradrénaline selon Reeve (1996) dans son livre « Hedgehogs » (Baldwin, 2020b).

Les concentrations ioniques plasmatiques sont également modifiées au cours de l'hibernation même si tous les auteurs ne s'accordent pas sur leur importance. Par exemple, la concentration en calcium plasmatique serait augmentée de 7 % et celle en magnésium de 23 à 52 % (Clausen et Storesund, 1971 ; Mennessier, 2013). Le magnésium a même servi d'inducteur de torpeur chez le hérisson dans l'étude de Suomalainen (1938). L'injection sous-cutanée de magnésium entraînait une torpeur similaire à l'hibernation ainsi qu'une hyperglycémie. L'administration combinée de magnésium et d'insuline permettait d'obtenir un état encore plus proche de l'hibernation, avec une glycémie stable et proche de celle d'un hérisson hibernant spontanément, quelle que soit la dose d'insuline administrée (Suomalainen, 1938). Une augmentation de la magnésémie est également observée chez d'autres espèces en hibernation et pourrait prévenir l'hypertension et les arythmies (Baldwin, 2020b). Clausen et Storesund (1971) ont également étudié les concentrations ioniques plasmatiques. Dans cette étude la kaliémie était augmentée de 30 %, la natrémie plus élevée et la chlorémie diminuée. En parallèle, les concentrations des ions sodium et chlorure étaient accrues de façon marquée dans les hématies. Cette augmentation pourrait expliquer le fait que les hématies contenaient 5 % d'eau supplémentaire. Des modifications ioniques au sein des tissus étaient également notées comme une diminution de la quantité d'ions chlorures dans les tissus ou la diminution de la quantité d'eau dans l'espace extracellulaire d'un muscle squelettique. Certaines de ces modifications pourraient être de simples conséquences du refroidissement de l'organisme (la modification des hématies est de fait constatée lors de leur refroidissement *in vitro*) même s'il est possible que d'autres constituent des adaptations à l'hibernation (Clausen et Storesund, 1971).

b. Diminution des capacités digestives et urinaires

Les fonctions émonctoires sont également fortement impactées par l'hibernation. Chez le spermophile de Colombie (*Spermophilus columbianus*), la sensibilité à la leptine est restaurée à l'entrée en hibernation ce qui entraîne une suppression de l'appétit, et ce malgré la présence de réserves alimentaires disponibles. La réduction de la prise alimentaire entraîne progressivement une réduction de la masse gastrique et intestinale, objectivée chez la marmotte alpine (*Marmota marmota*). Elle permet de diminuer les besoins de ces organes, par une atrophie de la muqueuse (Klug et Brigham, 2015). Malgré cela, l'intestin conserve sa capacité d'absorption, grâce à l'expression de la moésine, une protéine membranaire en lien avec la formation de microvillosités sur la bordure en brosse des entérocytes. En effet, cette protéine est exclusivement retrouvée chez des mammifères en phase d'hibernation. Les capacités sécrétoires de l'épithélium intestinal sont également conservées et sa perméabilité aux ions augmentée. La digestion semble cependant arrêtée car aucun flux de nutriment n'a lieu pendant les phases de torpeur (Bouma *et al.*, 2010 ; Klug et Brigham, 2015).

Le système urinaire fonctionne également très peu, surtout au niveau rénal. Cela explique une légère augmentation de l'urémie observée dans l'étude de Clausen et Storesund (1971). Ainsi, l'urée et les ions étaient beaucoup moins concentrés dans les urines pendant l'hibernation. Cette plus faible densité des urines est à mettre en lien avec une quasi-absence de gradient cortico-

médullaire au niveau rénal (Clausen et Storesund, 1971). Des molécules permettent de conserver l'intégrité de la structure et de la fonction rénale, comme les micro-ARN 1 et 21 qui permettent respectivement de stimuler la prolifération cellulaire et d'inhiber l'apoptose. Chez le spermophile rayé (*Ictidomys tridecemlineatus*) en hibernation ils sont présents respectivement à des niveaux 2 et 1,3 fois que pendant la phase active (Klug et Brigham, 2015). L'absence de prise de boisson est compensée par l'important ralentissement de la respiration qui réduit les pertes hydriques de l'organisme et par la diminution de l'activité rénale (Baldwin, 2020b).

c. Mécanisme de ralentissement des dommages au système nerveux

L'activité neuronale est fortement diminuée pendant les phases de torpeur, notamment au niveau du cortex cérébral et du cervelet (Klug et Brigham, 2015 ; Baldwin, 2020b). En parallèle, des mécanismes neuroprotecteurs se mettent en place, qui permettent par exemple à des marmottes alpines ou à des grands murins (*Myotis myotis*) de réaliser des tâches apprises avant l'hibernation aussi bien après la période d'hibernation qu'à la fin de leur apprentissage. L'absence de stimuli évite que de nouveaux réseaux neuronaux et de nouvelles connections synaptiques ne viennent remplacer ceux présents avant l'hibernation. Cependant, les dendrites rétrécissent suite à la désintégration des microtubules, ce qui réduit le nombre de connexions synaptiques (Roda et al., 2017). Les neurones des espèces hibernantes présentent toutefois moins de pertes de jonctions synaptiques par rapport à ce qui pourrait être attendu suite à l'exposition au froid. Un des risques des faibles températures au niveau cérébral, chez les mammifères, est la perte des gradients ioniques transmembranaires, pouvant conduire à ce qu'on appelle une « excitotoxicité » c'est-à-dire des dommages causés aux neurones par un afflux massif de neurotransmetteurs excitateurs, comme le glutamate. En hibernation, l'hypothermie permet en elle-même de réduire l'excitotoxicité, en inhibant la libération de ces neurotransmetteurs. De plus, différents canaux et récepteurs sont moins présents ou voient leur activité réduite. Chez le spermophile arctique c'est le cas par exemple du récepteur N-méthyl-D-aspartate, un récepteur du glutamate, qui est inhibé par déphosphorylation pendant l'hibernation. Cette dernière entraînerait 55 à 60 % de diminution du nombre de synapses, et permettrait ainsi de diminuer les risques d'excitotoxicité au réveil (Andrews, 2007 ; Klug et Brigham, 2015). Le surplus de calcium cytosolique participe également à l'excitotoxicité ; la surexpression de calbindine, protéine liant le calcium dans le cervelet des hérissons participe à lutter contre cela (Roda et al., 2017).

Toute activité n'est cependant pas stoppée car le système nerveux joue probablement un rôle dans le maintien de l'hibernation ou de l'intégrité du système nerveux. Selon les zones de l'encéphale, les deux principaux neurotransmetteurs présents pendant la période d'hibernation, le GABA et le glutamate, sont présents différemment, de façon généralement inversement proportionnelle. Par exemple, dans le cervelet, le GABA est moins élevé alors que le glutamate est surreprésenté, associé notamment à une classe de récepteurs impliqués dans la transmission et la plasticité synaptique et potentiellement contre l'apoptose (Roda et al., 2017).

d. Lutte contre l'atrophie musculaire

Chez les mammifères, l'inactivité conduit en général à l'atrophie et à la dévascularisation des muscles squelettiques. En effet, l'inactivité et le jeûne stimulent l'expression de la myostatine, une protéine inhibant la croissance et la différenciation musculaire générant une atrophie. Or il est indispensable que les animaux disposent d'une musculature suffisamment développée en sortie d'hibernation pour permettre frissons et déplacements. Selon les observations, l'atrophie

n'est effectivement pas un phénomène observé en sortie d'hibernation. Chez le spermophile rayé, la myostatine restait présente à des niveaux faibles tout au long de la période d'hibernation, mais augmentait rapidement au cours des réveils ce qui suggère son inhibition associée à la torpeur. Par ailleurs, chez la petite chauve-souris brune la protéine-kinase activée par le mitogène p38 est présente en quantité plus élevée et activée par phosphorylation pendant l'hibernation, ce qui permettrait de stimuler la lipolyse et en même temps de limiter l'atrophie musculaire (Klug et Brigham, 2015).

e. Dépression immunitaire

Le système immunitaire est déprimé par l'hibernation. On observe par exemple que des greffes de peau effectuées chez des spermophiles rayés en torpeur ne sont rejetées qu'après la fin de l'hibernation. Une expérience a également montré que des lymphocytes T prélevés chez des spermophiles arctiques ont une capacité de prolifération réduite de moitié en hibernation. Des injections intra-péritonéales de LPS (lipopolysaccharides) chez le spermophile à manteau doré en torpeur n'entraînent pas de fièvre, alors que l'injection au niveau cérébral d'une molécule pyrogène (la prostagladine E1) provoque un réveil et de la fièvre chez les animaux en torpeur. Cela suggère une diminution des capacités de production des cytokines au niveau des macrophages, constituant l'étape intermédiaire principale entre les deux mécanismes testés par ces injections (Bouma *et al.*, 2010).

La baisse de température corporelle spontanée ou induite génère une diminution du nombre de leucocytes circulants chez le hamster doré (*Mesocricetus auratus*) et le hamster russe. Cette baisse irait jusqu'à 90 % chez différentes espèces hibernant, dont le hérisson. L'hypothermie forcée chez le rat entraîne une chute du nombre de leucocytes, regroupant granulocytes neutrophiles, éosinophiles, monocytes et lymphocytes circulants. Parmi les leucocytes résiduels il y a environ 90 % de neutrophiles et 9 % de lymphocytes. Chez ces différentes espèces les taux réaugmentent pendant le réveil pour atteindre 50 à 100 % des valeurs du stade euthermique (Bouma *et al.*, 2010 ; Bouma *et al.*, 2013). Deux expériences sur le hamster doré incluant des splénectomies à différents moments par rapport à l'hibernation ont montré que la réduction du nombre de neutrophiles circulants ne serait pas due à une séquestration splénique. Plusieurs indices suggèrent également que les neutrophiles ne sont pas détruits par apoptose ; il serait par ailleurs peu probable qu'une neutropénie aussi rapide soit la conséquence d'une moindre production au niveau de la moelle osseuse. L'explication privilégiée serait donc une margination des neutrophiles sur les parois des vaisseaux sanguins. Cette hypothèse semble confirmée par l'administration préventive de dexaméthasone avant l'hypothermie, qui inhibe cette fixation. La margination est permise par la réduction du débit cardiaque ou par l'expression différentielle de molécules d'adhésion au niveau de l'endothélium. Elle constituerait l'une des étapes précédant les lésions pulmonaires importantes constatées dans certaines expériences sur le mouton (*Ovis aries*) mais qui ne sont pas observées chez les animaux hibernants (Bouma *et al.*, 2013).

La diminution du nombre de lymphocytes pourrait résulter d'une moindre production par le thymus et la moelle osseuse. En effet, le thymus des animaux en hibernation est involué et ne contient plus de lymphocytes T. Il est ensuite régénéré au printemps. L'inhibition de la prolifération des lymphocytes dans cet organe peut être due à la libération de 5-AMP par le tissu adipeux brun durant l'hibernation. S'ajouteraient à cela une séquestration dans la rate, les intestins et peut-être d'autres organes lymphoïdes secondaires, ce qui permettrait leur libération rapide au moment du réveil (Bouma *et al.*, 2010).

Les macrophages produisent spontanément moins de cytokines en pré-hibernation et durant l'hibernation. Cela serait en partie la conséquence du jeûne car, chez le rat, il induit une diminution de la production de TNF α en présence de LPS *in vitro* qui s'inverse avec la reprise de l'alimentation. Chez la souris à jeûn, les macrophages ne présentent pas les mêmes patrons de phosphorylations ce qui pourrait conduire à des altérations des signaux d'activation de la transcription des cytokines. Cette production moindre pourrait également expliquer l'absence de fièvre normalement induite par l'injection de LPS dans la cavité péritonéale des spermophiles à manteau doré hibernant (Bouma *et al.*, 2010). La fièvre pourrait au contraire se déclencher au réveil de l'animal (Klug et Brigham, 2015). Parmi les autres réactions immunitaires potentiellement décalées au réveil se trouve la formation de plasmocytes et d'anticorps. Cela a été observé dans une expérience comprenant l'injection d'hématies d'autres espèces à un individu en torpeur, et serait potentiellement causé par la diminution de la température corporelle (Franceschi *et al.*, 1972 ; Bouma *et al.*, 2010).

Quelques indices évoquent d'autre part une réduction des capacités de phagocytose et de l'activité du complément. Des constatations dans ce sens ont été faites dans le sang du spermophile à manteau doré en torpeur. Les pleines capacités sont retrouvées au réveil des sujets. La réduction d'activité du complément peut être expliquée par une moindre transcription de sa fraction C3 au niveau hépatique (Bouma *et al.*, 2010).

Le nombre de leucocytes augmente localement probablement par multiplication, avec des neutrophiles au niveau des poumons et des lymphocytes au niveau des intestins, pendant les phases de torpeur. Les anticorps ou immunoglobines de type A (IgA) seraient davantage présents dans la muqueuse de l'intestin grêle au cours des phases de torpeur ce qui pourrait limiter le risque de translocation bactérienne. La production et la libération d'IgA pourraient être stimulées par des interleukines, comme l'IL4 et l'IL10 qui sont également davantage présentes. Le jeûne doit perturber le microbiote et donc altérer la barrière intestinale, ce qui peut expliquer la nécessité de mesures de protection *ad hoc* (Bouma *et al.*, 2010).

5. Reprise d'activité de l'organisme

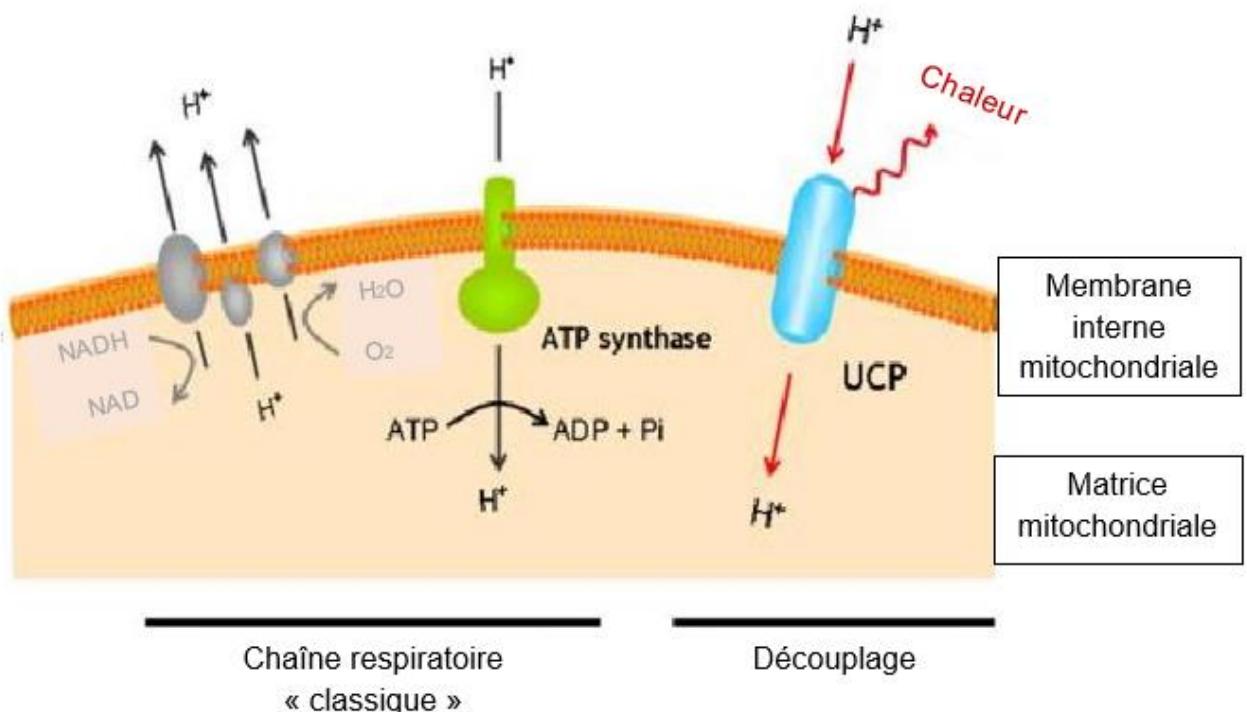
A. Mécanismes permettant la reprise d'activité

a. Tissu adipeux brun permettant un réchauffement efficace

Bien que les fonctions de l'organisme soient fortement déprimées au cours de l'hibernation, nous avons vu quelques mécanismes permettant un maintien des capacités aux niveaux musculaire, nerveux ou encore rénal, pour permettre une reprise d'activité efficace de l'organisme. Celle-ci sera permise par un réchauffement rapide du corps grâce au tissu adipeux brun. Ce dernier est présent chez de nombreux nouveau-nés de mammifères mais également chez les adultes des espèces hibernantes. Chez le hérisson, il est localisé autour du cou, des épaules et du thorax et également en région axillaire. Le tissu interscapulaire est le plus fréquemment prélevé (Laukola, 1980 ; Baldwin, 2020b). Il permet de produire de la chaleur par oxydation (Laukola, 1980). Le processus est initialement le même que celui permettant la synthèse d'ATP dans le tissu adipeux blanc mais l'énergie accumulée est alors libérée sous forme de chaleur au cours de la dernière étape, au lieu de produire la molécule d'ATP, grâce à la protéine mitochondriale découpante (Figure 15). Le type 1 de cette protéine (UCP-1) est retrouvée en grande quantité dans les mitochondries du tissu adipeux

brun. Ces organites sont également en plus grand nombre dans ce tissu (Klug et Brigham, 2015). Le contrôle de la température à ce niveau serait effectué par des récepteurs hypothalamiques, cutanés et situés à proximité de la moelle épinière. Le métabolisme du tissu adipeux brun serait régulé par le système sympathique manifestant un niveau de sensibilité accru à faible température (Klug et Brigham, 2015 ; Baldwin, 2020b). Contrairement au tissu adipeux blanc, le tissu adipeux brun ne libère quasiment pas de molécules dans le sang ; les produits des réactions chimiques sont utilisés sur place, avec une possibilité d'estérification pour reconstituer des réserves. Le découplage énergétique permet de récupérer toute l'énergie générée sous forme de chaleur, sans perte. Le frissonnement est le mécanisme de réchauffement le plus couramment utilisé chez les mammifères. Dans le contexte de l'hibernation il serait cependant inefficace car les enzymes musculaires sont inhibées thermodynamiquement à basse température (Laukola, 1980 ; Klug et Brigham, 2015). Le cortisol et les catécholamines pourraient être nécessaires au déclenchement de ce réchauffement (Werner et Vens-Cappell, 1985).

Figure 15 : Représentation de la chaîne respiratoire mitochondriale permettant à l'ATP-synthase de produire de l'ATP grâce au gradient de protons (H^+) produit à partir de dioxygène (O_2) et de NADH ainsi que du découplage de ce système par UCP produisant de la chaleur dans le tissu adipeux brun (d'après Jaufomar, 2008).



Ce tissu adipeux brun est plus hydraté et riche en protéines enzymatiques notamment que le tissu adipeux blanc mais contient moins de lipides (20-30 % contre 80 %) et ceux-ci sont de natures différentes. On y trouve par exemple plus de cholestérol, de phospholipides et d'acides gras à chaînes longues. Alors que la quantité de lipides dans le tissu adipeux blanc diminue au cours de l'hibernation, leur proportion dans le tissu adipeux brun reste sensiblement constante. Les acides gras consommés pendant les phases de réveil y sont remplacés pendant les phases de torpeur. Ainsi, pendant l'hibernation, le tissu adipeux brun est plus actif que le tissu adipeux blanc. Celui-ci est d'ailleurs un des derniers tissus de l'organisme à se réchauffer car il est peu vascularisé et localisé plutôt en périphérie du corps (Laukola, 1980).

b. Autres mécanismes en jeu

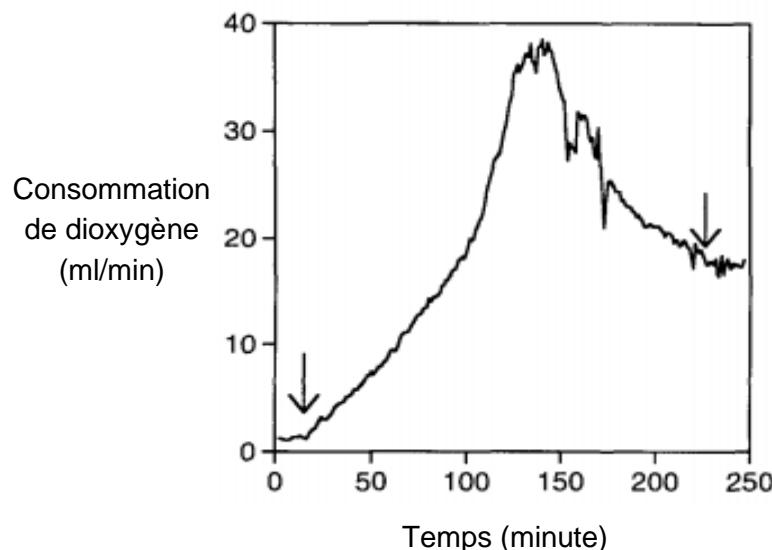
Le rythme de réchauffement observé chez le hérisson dans l'étude de Fowler et Racey (1990) en Ecosse était de $1,9 \pm 0,4$ °C/h, alors qu'il atteignait $5,9 \pm 0,1$ °C/h en Russie dans la publication de Rutovskaya *et al.* (2019) pour une durée totale de $5,4 \pm 0,1$ h. Dans la première étude (Fowler et Racey, 1990), le réchauffement était légèrement plus rapide au milieu de l'hiver, lorsque la température corporelle et le poids des hérissons étaient particulièrement bas. Cela pourrait s'expliquer par le plus petit volume qu'il y aurait à réchauffer. Les différences de vitesse de réchauffement entre les études écossaise et russe coïncident avec l'hypothèse selon laquelle le réchauffement serait plus rapide dans les pays où les températures ambiantes sont plus basses, avec un temps total de réchauffement qui serait similaire dans ces différents pays. Rutovskaya *et al.* (2019) observaient plutôt une corrélation positive entre la vitesse de réchauffement et la température ambiante, ce qui pourrait être la règle pour une même localisation.

Le réveil commence par une diminution des périodes d'apnée même si ce phénomène peut être également constaté sans lien avec un réveil. La fréquence cardiaque accélère progressivement avec l'augmentation de la température corporelle jusqu'à atteindre 130 battements par minute par exemple à 16 °C. Quelques arythmies sont observées avant d'atteindre 30 battements par minute, suggérant des modifications des régulations vues précédemment et dans ce cas-là impliquant l'équilibre calcique dans les cardiomyocytes (Kristoffersson et Soivio, 1967). Ces modifications pourraient s'opérer *via* une inhibition des phospholambanes - inhibiteurs de certaines pompes calciques - et une augmentation des probabilités d'ouverture des canaux calciques (Andrews, 2007). Une fréquence cardiaque plus élevée permet de diffuser la chaleur libérée au niveau du tissu adipeux brun.

Selon Reeve (1996) dans son livre « Hedgehogs », les yeux du hérisson demeurent fermés en deçà d'une température corporelle de 20 °C. Au-delà de ce seuil, l'animal peut commencer à se dresser sur ses membres antérieurs et à frissonner. Autour de 30 °C, le hérisson peut se déplacer (Baldwin, 2020b).

Au cours des réveils, le métabolisme se réactive. En conditions expérimentales Webb et Ellison (1998) ont provoqué des périodes de réveils en dérangeant des hérissons en torpeur avec insistance puis ils ont mesuré leur consommation de dioxygène. Celle-ci augmente de façon exponentielle pendant le réveil en lien avec un métabolisme plus important de l'individu, suivie d'une diminution rapide évoluant vers un niveau de consommation propre à l'animal actif au repos et non plus hibernant. Ce pic de consommation reflète la quantité d'énergie nécessaire au réveil avant une reprise du métabolisme euthermique. Cette courbe, visible sur la Figure 16 est similaire à ce qui est observé au réveil chez d'autres espèces en hibernation (Webb et Ellison, 1998).

Figure 16 : Consommation de dioxygène chez un hérisson en hibernation en phase de réveil délimitée par deux flèches, la première bornant la fin de la torpeur et la seconde la reprise du métabolisme euthermique (Webb et Ellison, 1998).

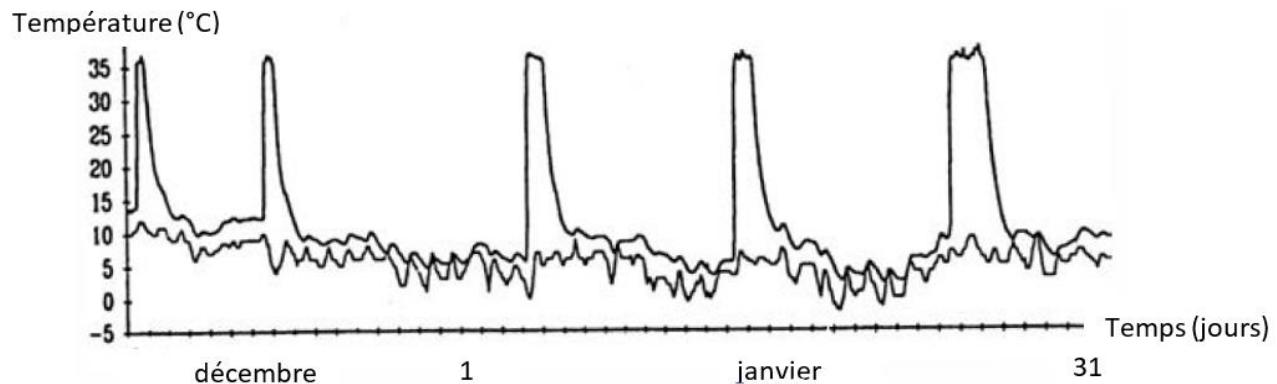


La glycémie augmente progressivement, parallèlement à la température corporelle, jusqu'à des valeurs correspondant à l'euthermie. En parallèle les sécrétions de glucagon et d'insuline reprennent, contrôlées par la glycémie, ce qui n'était pas le cas pendant la torpeur. Ainsi, une injection de glucose pendant celle-ci n'entraînait pas de diminution significative de la sécrétion de glucagon, alors que sans injection la sécrétion de glucagon retrouvait des valeurs normales à la fin du réchauffement. De plus, l'insuline recouvrat son action hypoglycémiant au-delà d'une température corporelle de 9°C. Ce mécanisme restaure progressivement le métabolisme glucidique pendant le réveil (Hoo-Paris *et al.*, 1978 ; Hoo-Paris *et al.*, 1982). La déphosphorylation de la créatine kinase permet aux muscles de fonctionner de nouveau, de façon rapide. L'hexokinase fonctionne également pleinement promouvant l'entrée de glucose et son utilisation par la cellule musculaire par exemple (Klug et Brigham, 2015).

B. Réveils en cours d'hibernation, une reprise d'activité temporaire

Chez les mammifères en hibernation, les périodes de torpeur couvrant plusieurs jours sont généralement interrompues par de courtes périodes de réveil où la température corporelle retrouve les valeurs de l'espèce en phase d'activité. Ces réveils correspondent donc à de courtes périodes d'euthermie (Vignault et Saboureau, 1993 ; Geiser, 2013). La Figure 17 illustre ces réveils.

Figure 17 : Relevés de la température corporelle d'un hérisson en période d'hibernation, montrant de courtes phases d'euthermie périodiques (courbe supérieure). La courbe inférieure représente la température extérieure (Vignault et Saboureau, 1993).



a. Fréquence et déroulé

Les réveils enregistrés ont eu lieu tous les 3 à 15 jours dans l'étude de Walhovd (1979). La durée moyenne des intervalles serait d'une semaine ou un peu plus, soit en cumul environ 10 % de la période d'hibernation correspondant de fait à des phases de réveil (Walhovd, 1979 ; Laukola, 1980). Ces réveils seraient plus espacés en janvier et février (Walhovd, 1979). En environnement contrôlé avec une température ambiante stable (4 °C), la plus longue période d'hypothermie mesurée était de treize jours (Kristoffersson et Soivio, 1964). L'activation du complexe BMAL1 / CLOCK par un récepteur nucléaire régulateur pourrait être impliquée dans les réveils, ce qui expliquerait qu'ils aient lieu périodiquement, environ tous les huit jours, même dans un environnement stable (Hoo-Paris *et al.*, 1982 ; Melvin et Andrews, 2009). Cette périodicité pourrait aussi être due à la sécrétion cyclique de glucocorticoïdes. Chez le hérisson de Roumanie (*Erinaceus roumanicus*), la sécrétion de glucocorticoïdes suit une période d'environ quatre jours à l'instar des réveils qui semblent se produire après l'augmentation du taux de glucocorticoïdes dans le sang (Diatropov *et al.*, 2019).

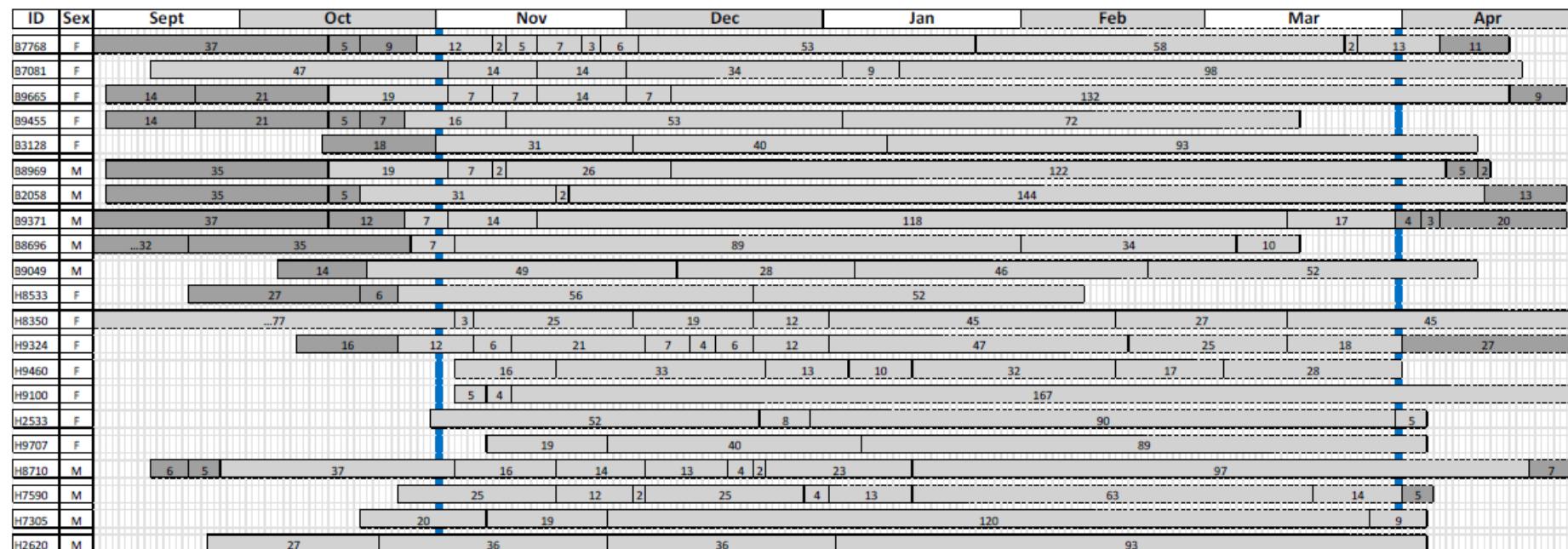
Les périodes d'euthermie suivant des réveils spontanés durent environ $16,8 \pm 1,5$ heures en Russie (Rutovskaya *et al.*, 2019). La durée totale du réveil variait de 34 à 44 heures au Danemark (Walhovd, 1979). Concernant l'entrée en torpeur après un réveil momentané, le refroidissement s'effectue de façon similaire à ce qui a été noté précédemment, avec cependant des vitesses variables, jusqu'à 44 % plus élevées en fin de saison d'hibernation qu'en début de la saison. Cela pourrait s'expliquer par la diminution du tissu adipeux aux propriétés isolantes et à la réduction de la masse corporelle dont la température centrale peut descendre plus vite pour atteindre la température ambiante (Fowler et Racey, 1990). Pendant un hiver, Walhovd (1979) a comptabilisé 12 à 18 réveils par hérisson. Il remarque que la température intérieure de l'*hibernaculum* suit celle de l'hôte hibernant et qu'elle passe ainsi de -2 °C, lorsque le hérisson hiberne à 25 °C lorsqu'il se réveille.

b. Changement d'*hibernaculum*

Ces réveils peuvent avoir différentes fonctions. La première serait de changer d'*hibernaculum*. En effet, un nid occupé était utilisé un mois et demi en moyenne pour une durée maximale de six mois

dans les études de Morris (1973) et de Haigh (2011). Cette durée peut cependant être très variable : elle était de 3 à 174 nuits dans la publication de Haigh (2011), un peu plus longue sous des climats plus froids, allant de 6 à 187 jours dans celle de Jensen (2004). Cela correspond à l'occupation de deux nids en moyenne par individu pendant l'hibernation (Jensen, 2004). Rasmussen *et al.* (2019) font état de zéro à huit changements d'*hibernacula* (1,2 changements en moyenne), ce qui se rapproche de Jensen (2004). La plupart des individus resterait à proximité du nid précédent – à savoir dans le même jardin (Rasmussen *et al.*, 2019) – même si certains peuvent se déplacer davantage. Dans l'étude de Bearman-Brown *et al.* (2020) en Angleterre dont est issue la Figure 18, les hérissons changeaient en moyenne cinq fois de nid au cours de l'hibernation ; 62 % des animaux utilisaient un nid plus de 89 jours.

Figure 18 : Relevés des occupations d'*hibernacula*, les nombres inscrits dans les barres horizontales indiquant le nombre de jours d'occupation. Les lignes bleues verticales indiquent la période considérée comme période d'hibernation, précédée de la pré-hibernation et suivie de la post-hibernation. Les nids marqués en gris foncé ne sont donc pas considérés comme utilisés pendant l'hibernation.



Le déménagement peut être motivé par un *hibernaculum* devenu trop froid ou inondé (Walhovd, 1979). Il dépend donc au moins en partie de l'état de l'abri. Morris (1973) observait que moins de la moitié des nids demeurait en bon état tout au long de l'hibernation. Les *hibernacula* les plus résistants à la dégradation étaient ceux qui étaient les plus longtemps occupés. Par exemple un nid construit dans un mur a été utilisé 166 nuits d'affilée (Haigh 2011). Certains *hibernacula* étaient réparés par l'ajout de matériel par le hérisson au cours de la saison d'hibernation, de nouveaux étaient parfois même construits entre janvier et mars (Morris, 1973). Une telle réparation a été directement observée par Rutovskaya *et al.* (2019).

Lors de leur déplacement, les hérissons utilisaient des *hibernacula* vides indépendamment du fait qu'ils aient été occupés ou non. Les seconds pourraient donc correspondre à des *hibernacula* de réserve construits pendant la phase de pré-hibernation. En parallèle, des nids ayant déjà été occupés pouvaient rester vides pendant une période puis être de nouveau investis, par le même hérisson ou un autre (Morris, 1973 ; Haigh, 2011). Ainsi la durée d'occupation consécutive d'un nid était en moyenne de 1,4 mois, mais les nids étaient en réalité occupés un peu plus de deux mois en durée cumulée (Morris, 1973). Le fait qu'ils puissent être de nouveau occupés montre que tous les changements ne sont pas imputables à une dégradation de l'état du nid. Une autre explication pourrait résulter des dérangements physiques par d'autres animaux comme des rongeurs (Hoeck, 1987) ou par des humains. Des études expérimentales ont montré qu'une manipulation peut réveiller un hérisson (Webb et Ellison, 1998). Morris (1969) indique que sa manipulation des hérissons a entraîné leur réveil dans un quart des cas. Les hérissons pourraient ne pas pouvoir être réveillés par des manipulations pendant environ la première moitié de leur phase de torpeur, entre deux réveils spontanés (Kristoffersson et Soivio, 1967), ce qui peut expliquer le résultat de Morris (1969).

c. Influence des facteurs environnementaux

Les moments de réveil dépendent des conditions météorologiques. Morris (1973) a observé une période d'activité et de construction d'*hibernacula* accrue à la suite d'une période de fort ensoleillement. Cependant la tendance la plus manifeste serait une élévation du nombre de réveils lorsque la température ambiante est très faible. En effet, Fowler et Racey (1990) ont mesuré une augmentation significative de la température corporelle lorsque la température ambiante descendait sous -5 °C. Cet accroissement de la température corporelle ne s'accompagnait cependant pas toujours d'un véritable réveil. Rutovskaya *et al.* (2019) ont relevé que plus la température ambiante était basse, plus les périodes d'hypothermie et donc de torpeur étaient longues sauf en-dessous de -3 °C où au contraire ces périodes raccourcissaient. Vignault et Saboureau (1993) ont constaté plutôt que les phases de torpeurs tendent à être d'autant plus longues que la température ambiante est basse, mais des modifications rapides de la température, dans un sens ou dans l'autre peuvent entraîner un réveil. Le facteur déclenchant serait dans ce cas la vitesse d'évolution de la température plutôt que la température en valeur absolue.

Ainsi il existerait un optimum thermique permettant aux hérissons de demeurer plus longtemps en torpeur. Une température excessive serait moins favorable à cet état. Une température trop basse pourrait représenter un danger pour le hérisson en occasionnant des dégâts irréversibles par gel de l'organisme. Des réveils permettent donc d'éviter cette situation extrême. Cela se vérifie en conditions expérimentales : les cinq hérissons de l'étude se réveillaient malgré l'obscurité et un jeûne de quatre jours lorsque la température dépassait 12 °C ; à 10 °C, les phases de réveil étaient plus longues et plus fréquentes qu'à 4,5 °C (31 % contre 81 % du temps était passé en phase de torpeur respectivement). Des variations individuelles étaient cependant notées (Kristoffersson et

Soivio, 1964). Des adaptations similaires vis-à-vis de la température existent chez d'autres espèces hibernant (Geiser, 2013 ; Klug et Brigham, 2015).

L'influence de la température extérieure explique les variations physiologiques observées en fonction de la saison : les phases de réveil sont plus courtes et moins fréquentes au milieu de l'hiver, soit en janvier (Vignault et Saboureau, 1993) à l'instar des changements d'*hibernacula* (Haigh, 2011).

Fowler et Racey (1990) estiment que l'hibernation pourrait être une « extension du rythme circadien » car les réveils spontanés étaient observés plutôt en journée (à 11 h 53 ± 4,8 h). La même observation est faite par Vignault et Saboureau (1993) mais ce résultat n'est pas validé en conditions expérimentales (Kristoffersson et Soivio, 1964). L'influence précise de la photopériode sur le réveil reste à élucider et pourrait être variable en fonction des espèces (Klug et Brigham, 2015). Les réveils au cours de la journée permettraient d'économiser de l'énergie avec des températures ambiantes et donc des températures corporelles initiales plus élevées que la nuit. Ce serait donc un autre effet observable de la température sur les réveils. Les gènes régulant le rythme circadien en période active sont exprimés de la même façon que pendant le sommeil mais sur des périodes plus longues chez les mammifères hibernants (Melvin et Andrews, 2009). Ces gènes ne réguleraient pas l'heure des réveils (Vignault et Saboureau, 1993).

d. Prise alimentaire

Ranson (1941) suggère que les hérissons ne se réveillent pas pour s'alimenter mais plutôt en fonction de la température extérieure et donc mangent surtout quand cette dernière est relativement haute. Ils consommeraient alors des limaces (Arionidae, Limacidea), des araignées (Aranaea), des mille-pattes (Diplopoda, Juliidae), des perce-oreilles (Dermoptera), des scarabées (Scarabaeoidea), des larves (Lepidoptera, Hymenoptera par exemple), ainsi quelques vers de terre (Lumbricidae), carcasses et végétaux (Yalden, 1976 ; Mennessier, 2013). Dans l'étude de Walhovd (1979) l'intervalle entre les réveils est en moyenne de 7 à 8 jours chez les femelles et 9 à 10 chez les mâles les plus lourds. Les observations de Haigh (2011) coïncident avec ces résultats et semblent indiquer que la fréquence des réveils pourraient dépendre de l'état d'embonpoint de l'animal. Ainsi les plus maigres se réveilleraient plus souvent pour reconstituer leurs réserves, en privilégiant cependant les températures moins froides (Haigh, 2011). Les périodes de jeûne (périodes sans sortie du nid) peuvent donc s'étaler de 2 à 143 jours selon les individus (Vignault et Saboureau, 1993).

e. Entretien de l'organisme au niveau microscopique

Les réveils ne sont pas toujours accompagnés de sorties du nid. Ce constat, ainsi que la présence de réveils en l'absence de stimuli, suggèrent qu'ils pourraient correspondre à des besoins d'entretien de l'organisme. Une caméra a par exemple permis de filmer une femelle en train de s'étirer et de changer lentement de position (Rutovskaya et al., 2019). Cela peut contribuer à la maintenance des fibres musculaires (Klug et Brigham, 2015). Les réveils sont aussi probablement l'occasion d'éliminer certains déchets par miction ou défécation même en faible quantité.

Des études réalisées chez d'autres mammifères indiquent que les réveils pourraient également permettre aux hibernants de dormir. Des phases de sommeil pourraient avoir lieu entre des phases de torpeur, sans abaissement de la température corporelle dans ce cas. En effet, le sommeil est important pour rétablir certaines connexions nerveuses et ainsi entretenir les capacités de mémorisation. Or de telles connexions ne sont pas réalisables lorsque la température corporelle

est basse. L'effet de l'hibernation sur les neurones est semblable à celui du manque de sommeil avec une réduction du nombre de synapses et une diminution de la taille des neurones. Cependant ces effets seraient réversibles en quelques heures d'euthermie (Andrews, 2007 ; Klug et Brigham, 2015 ; Roda *et al.*, 2017).

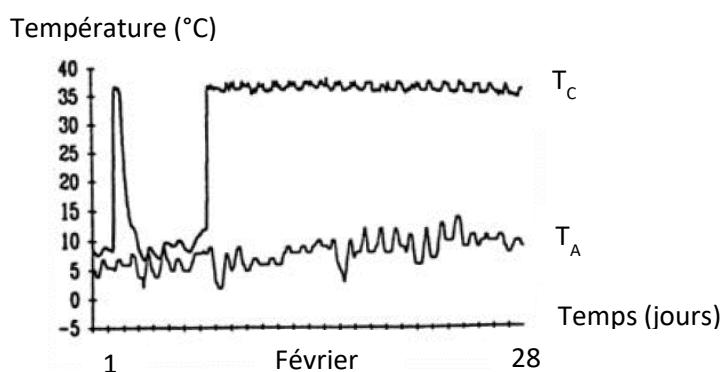
Les réveils permettent également la réparation et la synthèse de différentes molécules. Par exemple les protéines hépatiques se détérioreraient progressivement au cours de la torpeur avant d'être réparées au cours des réveils. Ce résultat provient d'une expérience où des protéines hépatiques prélevées chez des animaux actifs ou hibernant en début et fin de période de réveil sont étudiées par électrophorèse. Les lignes obtenues sont similaires entre la période active et la fin d'une phase de réveil, alors qu'elles sont moins bien délimitées – avec des poids moléculaires plus variables suite à la dégradation - au début d'une phase de réveil (Andrews, 2007). D'autre part les ARNm sont mieux conservés grâce à leur robuste queue poly-A, ce qui permet de synthétiser rapidement de nouvelles protéines au moment du réveil, souvent en plus grande quantité que lors de la saison active (Klug et Brigham, 2015).

Durant les réveils, le système immunitaire retrouve toutes ses capacités à l'instar de l'augmentation rapide du nombre de leucocytes (Bouma *et al.*, 2013).

C. Sortie d'hibernation

La sortie d'hibernation correspond au maintien de l'euthermie sur une longue échelle de temps et au retour à la vie active (Vignault et Saboureau, 1993). La Figure 19 illustre les variations afférentes de la température corporelle.

Figure 19 : Relevés de la température corporelle d'un hérisson à la fin de la période d'hibernation (T_c). On peut y voir un réveil transitoire en cours d'hibernation puis la sortie d'hibernation avec maintien de la température dans les normes de l'espèce en activité, bien au-dessus de la température ambiante (T_A) (Vignault et Saboureau, 1993).



Haigh (2011) a relevé en Irlande qu'en moyenne, les hérissons adultes sortaient d'hibernation au bout de 145 à 150 jours. Ces durées sont plus importantes quand le climat est plus froid. La sortie s'effectue vers avril, avec des variations interindividuelles allant de janvier à mars dans l'ouest de la France, de mars à mai en Irlande et plutôt de fin avril à mai au Danemark (Morris, 1973 ; Vignault et Saboureau, 1993 ; Jensen, 2004 ; Haigh, 2011). Cette versatilité s'expliquerait en partie par la masse corporelle car les jeunes de l'année semblaient hiberner en moyenne moins

longtemps que les femelles (9 jours de moins), les femelles les plus lourdes étant les dernières à sortir d'hibernation dans le petit échantillon de Jensen (2004). Le constat inverse est observé chez les petites chauves-souris brunes chez lesquelles ce sont les femelles les plus lourdes qui sortent les premières d'hibernation (Klug et Brigham, 2015).

La sortie d'hibernation peut résulter de différents phénomènes, comme l'augmentation de la température ambiante, de la photopériode et de la disponibilité en nourriture ou encore de fortes amplitudes thermiques quotidiennes. Ces informations sont peut-être collectées pendant les réveils intermédiaires (Vignault et Saboureau, 1993 ; Baldwin, 2020b). La sortie est précédée par des modifications hormonales telles que l'accroissement progressif de la prolactinémie et de la testéronémie associées à la réactivation des gonades en fin d'hibernation (Fowler, 1988a). Ces modulations peuvent être induites par des facteurs environnementaux.

Selon Vignault et Saboureau (1993) la sortie d'hibernation en milieu naturel se fait généralement « sans diminution préalable de la durée des phases de torpeur ». L'inverse est observé en environnement contrôlé ce qui suggère l'existence d'une rythmicité endogène contribuant à la sortie d'hibernation (Kristoffersson et Soivio, 1964).

Un complexe protéique spécifique de l'hibernation (Hpc) et synthétisé par le foie pourrait être impliqué dans la sortie d'hibernation. Il serait présent dans le sang en période d'activité et quasiment absent en période d'hibernation. A contrario, dans le liquide cérébro-spinal, ses constituants seraient présents en plus grande quantité pendant l'hibernation. Or la concentration d'une des protéines du complexe refléterait la durée de l'hibernation : plus elle serait basse plus la période serait courte. L'inversion des concentrations constatée entre le compartiment sanguin et le liquide cérébro-spinal au changement de saison pourrait être permise par des modifications de l'épithélium du plexus choroïde et des tanocytes - cellules régulant les échanges - de l'hypothalamus, permettant le transfert du complexe d'un fluide à l'autre (Andrews, 2007).

6. Conséquences : avantages et inconvénients pour l'espèce

A. Dépense énergétique

L'hibernation constitue *a priori* une stratégie évolutive permettant la survie du hérisson à l'hiver.

En période d'activité, un hérisson nécessiterait environ 160 kcal/kg/j (Smith, 1999) pour couvrir ses dépenses d'entretien (digestion, thermorégulation ...) et d'activité (quête de nourriture, reproduction...). Plus la température ambiante est faible, plus les pertes d'énergies sont importantes, et l'organisme dépense alors davantage d'énergie pour maintenir une température corporelle stable. Ces déperditions sont d'autant plus importantes que l'animal est de petite taille car son rapport surface (pertes de chaleur) sur volume (production de chaleur) corporels est plus important, et ce d'autant que la petite taille limite l'épaisseur de graisse sous-cutanée permettant l'isolation thermique de l'organisme (Geiser, 2013).

Les animaux ectothermes ont des dépenses énergétiques moins importantes que les endothermes. Les pertes de chaleur sont proportionnelles à la différence entre températures extérieure et corporelle ce qui explique les économies d'énergie réalisées par les ectothermes. Le bilan énergétique est d'autant plus préjudiciable pour les endothermes que les apports caloriques

via l'alimentation sont très limités en hiver. L'hétérothermie *via* l'hibernation permet de réduire simultanément dépenses et besoins énergétiques en diminuant drastiquement les activités métaboliques (Geiser, 2013). Le métabolisme de l'animal en phase de torpeur représenterait ainsi l'équivalent de 5 % de son métabolisme au repos en situation d'euthermie, et moins de 1 % de celui d'animaux normothermes actifs quand ils sont exposés aux mêmes faibles températures ambiantes que les animaux en torpeur (Geiser, 2013) ; si bien que les dépenses peuvent être divisées par un facteur 216 grâce à la torpeur. Cela signifie que les réserves adipeuses peuvent subvenir aux besoins énergétiques de l'organisme à 5 °C pendant plus de cent jours en phase de torpeur au lieu de moins de vingt heures pour un individu actif (Webb et Ellison, 1998).

Au cours de l'hibernation la majorité de l'énergie consommée l'est pendant les réveils intermédiaires (Laukola, 1980). Par exemple, chez les spermophiles, 7 % de la période d'hibernation correspondant au cumul des phases de réveil représentent 89 % des dépenses énergétiques totales engagées d'après Kayser (1961) cité par Cherel *et al.* (1995). Chez le hérisson, un réveil de trois ou quatre heures consommerait autant d'énergie que plusieurs jours passés en hibernation stricte (Tähti et Soivio, 1977). Jusqu'à 80 % des réserves énergétiques pourraient être consacrées au réchauffement et au maintien de la température corporelle pendant les phases de réveil (Klug et Brigham, 2015).

La consommation de dioxygène mesurée chez des hérissons en phase de réveil est très proche de celle obtenue par calcul. Le réveil est donc un mécanisme très efficace maximisant le rendement énergétique, *a priori* grâce au tissu adipeux brun. L'énergie dépensée pendant le réveil ne serait pas éloignée de celle qui aurait été dépensée par un animal euthermique ($T_c = 35^\circ\text{C}$) pendant une même durée. Cela indique que l'essentiel de la dépense n'est pas imputable au réchauffement lui-même mais bien au maintien d'une température corporelle élevée alors que la température extérieure demeure basse (Webb et Ellison, 1998). Même en tenant compte des réveils, on estime que les dépenses pendant la période d'hibernation des mammifères seraient comprises entre 4 % et 15 % de ce qu'un même individu dépenserait en restant éveillé tout au long de l'hiver (Geiser, 2013). Cela correspondrait à un besoin théorique compris entre 7 et 24 kcal/kg/j chez le hérisson d'Europe, sans tenir compte de la hausse des besoins énergétiques consécutive à la baisse de température ambiante.

Les dépenses énergétiques dépendent de l'état de profondeur de la torpeur et/ou de la fréquence des réveils et donc de la température extérieure. Dans l'expérience de Cherel *et al.* (1995), les hérissons hibernant le plus étaient soumis à une température ambiante de 5 °C et dépensaient 93 kJ/kg/j (soit 22 kcal/kg/j) alors que ceux placés à 20 °C consommaient 220 kJ/kg/j (soit 53 kcal/kg/j). Cela permettait aux premiers de perdre bien moins rapidement du poids. La perte pondérale correspondait en majorité à des triglycérides (54 %), et secondairement à de l'eau (26 à 30 %) et des protéines (10 à 11 %). La déshydratation constatée pourrait être due à l'utilisation des protéines (Cherel *et al.*, 1995). La source d'énergie principale correspond donc bien aux réserves adipeuses. Le catabolisme des protéines musculaires surviendrait en dernier recours, pour une perte de masse corporelle excédant 150 g. La source d'énergie au moment des phases de réveil serait également constituée par les lipides (Cherel *et al.*, 1995).

B. Perte de poids

Malgré les économies d'énergie engagées, l'hibernation entraîne une importante perte de poids. Ce phénomène est facilement objectivable dans le cadre d'études expérimentales mais également en environnement naturel. En conditions expérimentales, soumis à 4 °C et privés de nourriture, les hérissons perdraient l'équivalent de 9 % de leur poids initial chaque mois (Kramm *et al.*, 1975). En environnement naturel, selon les localisations, l'amaigrissement est plus ou moins prononcé : en moyenne $17,0 \pm 0,53$ % du poids initial tout au long de l'hibernation en Irlande dans l'étude de Haigh (2011), autour de 28 % en Finlande (Rautio, 2014) et entre 21,3 et 37,4 % pour la majorité des hérissons au Danemark (Jensen, 2004). Les variations individuelles peuvent tout de même être importantes car un individu danois par exemple n'avait perdu que 4,5 % de sa masse initiale (Jensen, 2004). Dans l'étude de Bearman-Brown *et al.* (2020) qui suivait deux populations de hérissons en milieu naturel, seize individus ont perdu du poids alors que cinq en ont gagné.

Les différences interindividuelles peuvent être liées au sexe. Ainsi, dans la publication de Haigh (2011) les femelles ont perdu significativement plus de poids (en proportion de leur poids initial) que les mâles. Pour illustrer les variations en pointant les valeurs extrêmes, une femelle avait maigri de 38 % versus seulement 3% pour un mâle. En Angleterre, des observations similaires ont été faites par Morris (1969) avec une perte de 18 % en moyenne chez les mâles et de 39 % chez les femelles. Il en est de même lorsqu'on compare jeunes et adultes. Les premiers maigrissent en moyenne d'environ 22,1 % contre 30,2 % chez les femelles adultes au Danemark (Jensen, 2004). Les hérissons seraient capables de survivre à une perte de 44 % par rapport à leur poids initial en début d'hibernation (Gazzard et Baker, 2020). Dans l'étude de Bearman-Brown *et al.* (2020), une femelle avait effectivement perdu plus de 400 g (40 % de son poids initial), ce qui représentait au moins 100 g de plus que pour les autres individus de l'étude. Elle a tout de même survécu jusqu'à la sortie d'hibernation.

La variation de poids dépend également de l'activité de l'individu. Par exemple, selon Rasmussen *et al.* (2019) l'individu ayant maigri le plus (soit 23 % de son poids initial), avait changé au minimum huit fois d'*hibernaculum* et était observé en activité quasiment toutes les semaines de la période d'hibernation. Il présentait tout de même un bon état général à la fin de l'hibernation, pesant 577 g (Rasmussen *et al.*, 2019). D'après Haigh (2011) le mâle ayant le moins perdu de poids ne s'était pas déplacé de toute la période d'hibernation. Bearman-Brown *et al.* (2020) constatent même une corrélation positive entre la perte de poids et le nombre de nids occupés. Les individus pesant plus de 1000 g ne mangent généralement pas mais ce sont également eux qui perdent potentiellement plus de poids (Walhovd, 1979 ; Haigh, 2011). On peut toutefois estimer que cela dépend de la disponibilité de la nourriture à proximité car des réveils ne permettant pas à l'animal de s'alimenter s'avèrent au final coûteux en énergie. Ce serait donc un risque qui serait pris pour trouver de la nourriture alors que les réserves adipeuses constituées en automne semblent insuffisantes pour survivre durant la totalité de l'hibernation.

La perte de poids ne semble pas être équivalente sur toute la période d'hibernation : Fowler (1988a) a observé une réduction de 30 % par rapport au rythme moyen d'amaigrissement, entre janvier et avril. Cela pourrait être une conséquence de températures extérieures plus basses générant moins de réveils.

A la sortie de l'hibernation, au printemps, la capacité d'ingestion du hérisson est à son maximum ce qui lui permet de reconstituer ses réserves avant la période de reproduction (Fowler, 1988a ; Vignault *et al.*, 1996).

C. Susceptibilité aux dangers biologiques et chimiques

Malgré la dépression du système immunitaire pendant l'hibernation, le risque d'infection par des microorganismes semble faible. En effet, les germes pathogènes sont souvent adaptés à la température corporelle des animaux actifs et incapables de se multiplier à basse température. Cependant, il n'est pas exclu qu'un jour émerge un agent pathogène qui puisse infecter un hérisson hibernant. C'est ce qui est arrivé aux chauves-souris nord-américaines avec le « syndrome du nez blanc » survenant en hibernation. Il est causé par *Pseudogymnoascus destructans* (ex *Geomycetes destructans*), un champignon psychrophile se développant de façon optimale entre 8 et 14 °C. A l'histologie, aucun signe d'inflammation n'est visible ce qui montre l'absence de réaction du système immunitaire (Bouma *et al.*, 2010).

Des parasites externes pourraient également bénéficier des *hibernacula* pour leur propagation. Ce serait le cas des larves et œufs de puces (*Archaeopsylla erinacei*), de petits acariens (par exemple *Caparinia tripilis*) et de certaines espèces de tiques comme *Ixodes hexagonus* dont le mâle vit et s'accouple dans le nid des hérissons. Morris (1973) a observé de nombreux hérissons présentant des lésions de dermatophytose (*Trichophyton erinacei*) en période d'hibernation. De plus de nombreux hérissons seraient également porteurs asymptomatiques de la teigne (Denaes, 2019). Ainsi, si l'*hibernaculum* reste sec, ce qui est le cas s'il reste en bon état, du matériel contaminant peut persister. Le champignon filamenteux a ainsi été réisolé dans 14 *hibernacula* sur 60 après hibernation. Le nid pourrait rester contaminant d'un hiver à l'autre pour les quelques nids encore utilisables (Morris, 1969).

Concernant les parasites internes, de nombreux hérissons souffrent de bronchites et bronchopneumonies causées par un nématode *Crenosoma striatum*. D'autres nématodes du genre *Capillaria* spp. sont à la fois présents dans l'appareil respiratoire inférieur mais également dans les intestins, y causant des entérites (Gaglio *et al.*, 2010 ; Rasmussen *et al.*, 2021). Ces deux parasites pourraient impacter la survie des animaux en période d'hibernation, notamment pendant les réveils et en sortie d'hibernation. Il en va de même des anémies causées par la spoliation sanguine par les tiques (Rautio, 2014).

Enfin la contamination par des métaux lourds est considérée comme un problème potentiel dans les pays nordiques. Cependant les espèces hibernantes seraient davantage protégées car elles mangent peu en hiver, surtout comparées aux espèces qui restent actives et ont besoin de se nourrir en quantité pour survivre au froid. Le cadmium se fixe notamment aux protéines. Le fait que les réserves du hérisson soient constituées de lipides pourrait le protéger vis-à-vis de ce toxique (Rautio, 2014).

D. Mortalité

La conséquence majeure de l'hibernation est la mortalité. C'est d'ailleurs la saison durant laquelle les adultes mourraient le plus (Kristiansson, 1990). Les facteurs qui ont le plus d'impact sur la survie

et la démographie des populations sont plus prégnants en hiver et portent sur la disponibilité des ressources alimentaires et des sites pour aménager les *hibernacula* ainsi que sur l'intensité et la durée des périodes froides. L'augmentation de la densité de hérissons adultes affecte également négativement la mortalité des adultes en hibernation (Kristiansson, 1990), potentiellement par compétition alimentaire ou envers les sites d'hibernation. Selon l'intensité de ces paramètres, l'hibernation peut causer la mort, souvent indirectement, en rendant le hérisson trop lent à réagir à cause de la torpeur, en ne lui permettant pas de se protéger suffisamment face au froid ou à la rareté des ressources alimentaires. Comme il est difficile de distinguer les causes liées purement à l'hibernation, nous inclurons dans cette partie l'ensemble de la mortalité enregistrée pendant l'hibernation.

En Nouvelle-Zélande, en milieu naturel, 20 % de la population a succombé dans l'étude de Parkes (1975) au cours de l'hiver. Cinq hérissons sur seize (31 %) sont probablement morts pendant l'hibernation en Irlande (Haigh, 2011). Au Danemark, où le climat est plus froid, les valeurs sont un peu plus élevées et varient notablement en fonction des années : dans une étude conduite sur sept ans 26 à 43 % (moyenne à 33 %) des adultes mouraient selon les années versus 6 à 94 % (moyenne à 33 %) des jeunes (Kristiansson, 1990). Toujours au Danemark, d'après Rasmussen *et al.* (2019) seuls deux jeunes sur dix-huit sont morts pendant l'hibernation, en milieu suburbain. Bearman-Brown *et al.* (2020) rapportent qu'en Angleterre aucun hérisson ne mourait pendant la période d'hibernation.

Parmi les causes possibles de mortalité il y aurait d'abord des facteurs météorologiques (température et précipitations ou montée du niveau de l'eau). Au Danemark, la mortalité au cours de l'hibernation surviendrait avant tout en cas de chutes brutales des températures et serait également positivement corrélée avec le nombre de jours de gel (Kristiansson (1984) cité par Hoeck (1987)). Selon Parkes (1975) une partie des terrains a été inondée au cours de l'hiver et expliquerait certains décès par des noyades. Morris (1969) évoque également comme cause de mortalité les noyades. Une autre imputation fréquemment rapportée est la prédation comme spécifiée par Hoeck (1987). Sur treize animaux en hibernation, neuf ont été blessés dont un est mort et deux ont été euthanasiés. Le responsable de ces actes de prédation était probablement un rongeur. En effet, ces mammifères subissent également la pénurie alimentaire hivernale et un hérisson en hibernation constitue une proie relativement facile, source d'une quantité importante de protéines. Une hypothèse de l'auteur est que les hérissons hibernent individuellement pour diminuer les risques de détection par les prédateurs. Dans cette étude, ils étaient concentrés dans un enclos ce qui a peut-être facilité leur détection par ces prédateurs et entraîné cette proportion d'attaques élevée (Hoeck, 1987). Morris (1973) a relevé des attaques sur hérissons moins nombreuses ; seulement cinq nids sur 167 nids ont ainsi été détruits par des prédateurs. Prédation mais aussi infections peuvent expliquer les abcès retrouvés au niveau de la face de cadavres de hérissons par Parkes (1975). D'autres hypothèses concernant la mortalité en hiver incluaient des accidents de la voie publique et des intoxications (Parkes, 1975). Morris (1969) ajoute la déshydratation et l'inexpérience de jeunes pour construire des nids associées à une prise de poids insuffisante pour les portées tardives. Les juvéniles nés en automne et n'ayant pas accumulé suffisamment de réserves risquent de se réveiller trop fréquemment ou de sortir trop tôt d'hibernation. Il observe que parmi les individus morts dans les nids ce sont majoritairement des jeunes, qui n'ont donc peut-être pas pu construire des nids adéquats (Morris, 1973). Enfin, les activités humaines peuvent également causer leur mort en détruisant les ressources qui permettraient de construire les *hibernacula* voire les abris eux-mêmes, parfois en brûlant le tas de feuille hébergeant un hérisson hibernant (Mennessier, 2013).

En dépit de tous ces risques la stratégie d'hibernation serait tout de même favorable car en règle générale, les espèces qui hibernent, sont moins souvent victimes de prédateurs et ont une plus longue espérance de vie que les autres espèces (Geiser, 2013).

7. Variations

A. Entre les sexes

Les femelles rejoignent les zones propices à la construction des *hibernacula* plus de deux semaines après les mâles en Finlande (Rautio, 2014). Durant la pré-hibernation, la température corporelle des individus gestants ou allaitants reste stable. Ainsi les phases de torpeurs nocturnes apparaissent seulement après le sevrage de la progéniture, soit en septembre alors que les femelles n'ayant pas mis bas et les mâles en manifestent plus précocement (Fowler, 1988b ; Vignault et Saboureau, 1993). Les températures corporelles suivent les mêmes variations circadiennes chez les deux catégories de femelles mais avec une moindre amplitude chez les femelles suitées, peut-être suite à l'augmentation de leur métabolisme (Fowler, 1988b). La préparation à l'hibernation commence donc plus tardivement chez les femelles ayant mis bas à l'automne que chez les mâles ; elles doivent donc constituer leurs réserves sur une plus courte période de temps (Rautio, 2014). L'existence d'un rythme endogène retardant l'hibernation chez la femelle suétée semble vérifiée également en Nouvelle-Zélande (Parkes, 1975).

Il y a donc environ un mois de décalage entre l'entrée en hibernation des deux sexes (Vignault et Saboureau, 1993). Chez le mâle, la phase de pré-hibernation (épisodes de torpeur et la constitution de réserves) peut être facilitée par le repos sexuel, qui a lieu à partir de la fin de l'été (Vignault et Saboureau, 1993 ; Rautio, 2014). « Chez la femelle, l'entrée en hibernation plus tardive et avec peu d'hypothermies nocturnes, pourrait correspondre à une préparation différente et/ou à une limite critique de la [température ambiante], permettant l'entrée en hibernation, plus basse ». On aurait alors une température seuil d'environ 15 °C pour la femelle versus 20 °C pour le mâle (Vignault et Saboureau, 1993).

En Finlande, les hérissons mâles hibernaient d'août-septembre à avril et les femelles de septembre-octobre à mai (Rautio, 2014). L'hibernation de la femelle peut être considérée comme plus flexible que celle du mâle. Cette flexibilité, ou du moins ce décalage dans le temps, pourrait lui permettre une meilleure adaptation aux conditions environnementales, soit en entrant plus tard en hibernation si des ressources sont disponibles, en ayant la possibilité d'avoir une deuxième portée, soit en sortant plus tard d'hibernation si les conditions sont défavorables avec une température extérieure basse ou peu de nourriture disponible (Fowler, 1988a ; Vignault et Saboureau, 1993 ; Rautio, 2014). Il existe en effet des décalages similaires en sortie d'hibernation. En France, ces sorties s'étaleraient entre janvier et février pour les mâles et février et mars pour les femelles. Chez les premiers, la fin de l'hibernation est provoquée par la reprise de l'activité testiculaire qui démarre environ un mois avant la sortie d'hibernation, alors que la température extérieure est toujours basse (Vignault et Saboureau, 1993). La testostéronémie diminue jusqu'à des valeurs basales un mois avant l'hibernation et reste basse jusqu'à un pic survenant au milieu de la saison d'hibernation qui précède la reprise de la spermatogenèse d'un mois environ (Fowler, 1988a). En Angleterre, cette période durant laquelle la testostéronémie est minimale s'avère plus longue de deux mois que plus au sud en France en lien avec un hiver plus long (Fowler, 1988a). L'influence forte de la photopériode

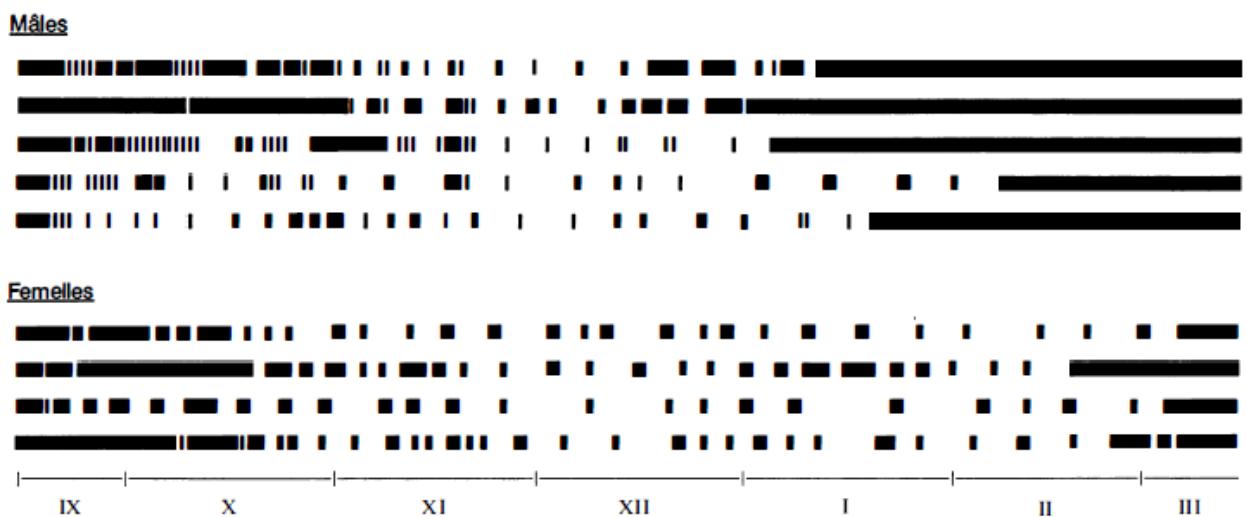
sur la testostéronémie a été démontrée chez le hérisson mâle par Saboureau et El Omari (1993). Le taux de mélatonine relie probablement les deux paramètres. Or la baisse du taux de testostérone pourrait provoquer l'hibernation et une injection de cette hormone en automne retarde effectivement l'hibernation chez les mâles. Il est probable que la sortie d'hibernation soit également sous contrôle de la testostéronémie et donc de la photopériode chez les mâles. Leur hibernation serait davantage conditionnée à la vitesse de changement de la photopériode, alors que celle des femelles serait plus adaptable en fonction de la température ambiante et de la disponibilité alimentaire (Fowler, 1988a ; Baldwin, 2020a). Cette corrélation est bien visible avec les variations de la prolactine (Fowler, 1988a). Les femelles sont en anoestrus pendant l'hibernation. Elles reprennent leur cyclicité un peu avant la sortie d'hibernation attestée par la prolifération de leur endométrium et la folliculogenèse (Fowler, 1988a). Près de Londres, après l'hibernation, les hérissons mâles sont plutôt capturés vers mars et les femelles vers mai. Le fait que les premiers sortent tôt d'hibernation (Fowler, 1988a) pourrait s'expliquer par une tentative de se reproduire plus tôt dans la saison - les portées précoces ayant plus de temps pour se préparer à l'hiver suivant - ou pour reconstituer des réserves en subissant moins la compétition de la part des femelles. Ils en auraient d'autant plus besoin qu'ils s'alimentent moins au plus fort de la période de reproduction, étant occupés majoritairement par la recherche de femelles (Reeve, 1981).

Malgré les différences relevées plus haut, en environnement contrôlé, les deux sexes semblent réagir de manière identique : Fowler (1988b) n'a pas observé de différences significatives dans le déclenchement de la torpeur entre les deux sexes après 48 heures passées dans une pièce froide, avec ou sans restriction alimentaire, en présence ou absence de lumière. Dans les conditions les plus à même d'entraîner la torpeur, dix-neuf hérissons sur vingt sont entrés en hibernation. Le seul qui est resté actif était une femelle en fin de gestation, ce qui suggère que des impératifs biologiques peuvent tout de même primer sur les facteurs environnementaux (Fowler, 1988b).

La concentration de thyroxine, hormone du métabolisme, s'élève au printemps, en parallèle d'une fréquence accrue des réveils. Le profil hormonal montre un décalage d'un mois entre femelles et mâles qui coïncide avec la sortie d'hibernation plus précoce des mâles. De même, en automne, la thyroxinémie diminue un mois plus tôt chez les mâles que chez les femelles (Kristoffersson et Soivio, 1964 ; Fowler, 1988a).

La Figure 20 donne une vision globale de l'hibernation distinguant mâles et femelles. Chacun des sexes a été suivi sur un hiver particulier ce qui rend les deux groupes difficilement comparables, même si les variations de températures extérieures semblaient similaires les deux années. Les résultats de Vignault et Saboureau (1993) illustrés par cette figure vont dans le sens de ce qui a été décrit précédemment. Les mâles entrent plus souvent en torpeur en pré-hibernation que les femelles. Les durées maximales des phases de torpeur – de près de deux semaines - sont observées en décembre-janvier chez les mâles et en janvier-février chez les femelles. Après ces maxima les durées diminuent progressivement chez les mâles alors qu'elles restent plutôt stables chez les femelles avant de diminuer rapidement en mars. La durée totale de l'hibernation s'avère moins longue en moyenne chez les mâles que chez les femelles. D'autre part, on apprend dans cette étude que les phases de torpeurs - observées par l'absence de prise alimentaire - seraient plus marquées chez les femelles que chez les mâles avec une médiane de 13,5 jours chez les premières et de 7,75 jours chez les seconds et que les températures corporelles inférieures à 3 °C seraient décalées entre les deux sexes : mesurées en décembre-janvier chez les mâles et en février chez les femelles (Vignault et Saboureau, 1993).

Figure 20 : Relevés des phases de réveil (noir) et de torpeur (blanc) chez cinq mâles et quatre femelles adultes entre septembre (IX) et mars (III), deux années consécutives différentes entre les mâles et les femelles (Vignault et Saboureau, 1993).



Il existe une variabilité individuelle en plus du sexe, attribuable à l'embonpoint, à l'âge entre autres facteurs. Vignault et Saboureau (1993) observent une plus grande variabilité individuelle chez les mâles par rapport aux femelles.

B. Selon les activités humaines

Les hérissons vivent de plus en plus à proximité d'habitations humaines et notamment en zone péri-urbaine. Ces endroits leur offrent des sources de nourriture, parfois volontairement mise à disposition par l'homme, parfois en chapardant celle des animaux de compagnie ou en exploitant des déchets etc. De nombreuses associations de protection de la faune sauvage conseillent aux particuliers de mettre de la nourriture à disposition des hérissons en automne et en hiver. Que ce soit en saison d'hibernation ou non, les hérissons semblent rester à proximité de ces zones de nourrissage. La disponibilité de la nourriture au cours de l'hiver pourrait pourtant augmenter la fréquence des réveils ou différer le début de l'hibernation. Des études chez d'autres espèces suggèrent que cela pourrait entraîner un vieillissement cellulaire réduisant leur longévité. Il n'est pas certain que cet apport alimentaire soit vraiment utile puisque les hérissons peuvent survivre naturellement à des pertes de poids importantes allant jusqu'à 44 % et qu'ils peuvent en plus perdre une partie de l'énergie emmagasinée en se réveillant trop souvent. Ces apports pourraient cependant aider certains individus de façon ponctuelle, comme les jeunes issus des dernières portées. Pour que l'alimentation soit bénéfique il faut également que sa composition soit adaptée aux besoins physiologiques de l'espèce (Mennessier, 2013 ; Rasmussen *et al.*, 2019 ; Gazzard et Baker, 2020).

À proximité des humains les hérissons disposent également de zones de micro-habitats, comme des trous dans des murs, des buissons ou des tas de feuilles sèches et de branches dans les jardins. Certaines personnes installent des cabanes à hérisson. Les hérissons préféreraient cependant rester à proximité de zones boisées car les matériaux pour construire des nids sont

souvent peu disponibles dans les jardins. Les températures ambiantes pourraient également être un peu moins basses en zones périurbaines (Gazzard et Baker, 2020).

Cette proximité avec l'homme n'est cependant pas sans risques comme les dérangements directs par l'homme (destruction de nid par exemple), leurs véhicules ou leurs animaux de compagnie. Les conséquences de perturbations de leur environnement liées au bruit ou à l'éclairage artificiel mériteraient d'être évaluées. Le rapprochement des hérissons peut également occasionner des affrontements (Rautio, 2014 ; Gazzard et Baker, 2020).

L'intervention directe de l'homme sur cette espèce est encore plus importante, mais également davantage maîtrisée en centre de soins. Ce point précis a été jusqu'à présent uniquement étudié par l'équipe South *et al.* (2020b) et sera discuté par la suite.

8. Expérimentation sur l'hibernation du hérisson d'Europe

Lors des études sur l'hibernation, différentes conditions environnementales sont utilisées pour induire la torpeur. Il peut s'agir soit de tirer parti des conditions environnementales extérieures naturelles de la saison froide (Tableau 8), soit de mettre en œuvre des expérimentations contrôlées réalisées en intérieur (Tableau 9). Afin que le lecteur puisse avoir une vision plus claire des conditions dans lesquelles ont été recueillies ou obtenues les données sur l'hibernation des hérissons, les tableaux ci-dessous proposent une synthèse des différents protocoles exploités dans le cadre des principales études citées dans cette partie bibliographique.

Tableau 8 : Exemples d'études sur le hérisson incluant une torpeur naturelle induite par les conditions environnementales extérieures de l'hiver (première partie).

Etude	Hébergement	Nombre d'individus	Suivi	Alimentation	Exemple de résultat
Fowler, 1988a, Écosse, sur les variations hormonales saisonnières	Enclos extérieur	4 à 6 mâles et 4 à 6 femelles par mois	1 pesée par semaine, prise de sang 1 à 2 fois par mois	Eau et nourriture à volonté	Variations hormonales de l'insuline, la testostérone ou encore la thyroxine
Gazzard et Baker, 2020, Angleterre, sur l'influence de l'apport alimentaire par les propriétaires de jardins en zone suburbaine	Hérissons en liberté en zone suburbaine	247 détections de passage de hérisson, répartis sur 34 jardins	1 fois par semaine, les propriétaires de jardins volontaires relèvent les traces de passage dans un tunnel adapté : placé sur un lieu de passage, avec appât olfactif et encre créant des empreintes sur un papier	Les propriétaires nourrissant les hérissons avant l'étude continuent ou non, ceux qui ne les nourrissaient pas ne les nourrissent toujours pas	Jardins où les propriétaires nourrissaient les hérissons en Automne : présence plus importante de hérissons en hiver que dans les autres
Haigh, 2011, Irlande, sur les <i>hibernacula</i> et les variations de poids pendant l'hibernation	Hérissons en liberté en zone rurale	6 individus la première année, 5 la seconde	Identification et pose de transmetteurs radio pour suivre leur position, pesée en entrée et sortie d'hibernation	-	<i>Hibernacula</i> : en moyenne 1,8 occupés par hérisson, avec en moyenne 2,5 changements. Hibernation : environ 150 jours, perte de 17 % du poids initial en moyenne
Hoeck, 1987, Allemagne, sur la mortalité en hibernation	1 enclos extérieur de 30 x 30 m avec des matériaux de construction de nid	13 individus	Suivi par télémétrie + observation régulière de l'enclos : examen de tous les hérissons quand une femelle est retrouvée morte avec une plaie	-	9 blessés dont 3 tués par un prédateur (rongeur non identifié), les 6 moins sévèrement atteints sont trouvés en torpeur Télémétrie : absence de contact entre les hérissons

Tableau 8 (suite) : Exemples d'études sur le hérisson incluant une torpeur naturelle induite par les conditions environnementales extérieures de l'hiver.

Etude	Hébergement	Nombre d'individus	Suivi	Alimentation	Exemple de résultat
Parkes, 1975, sur certains aspects de la biologie du hérisson en Nouvelle-Zélande	Hérissons en liberté en zone rurale en Nouvelle-Zélande	150 individus préalablement examinés et marqués par un code couleur (peinture sur leurs piquants)	Observation 2 nuits par semaine en quadrillant une zone définie à l'aide d'une lampe torche (1h), permettant 356 recaptures sur 1,5 an	-	Nombre de recaptures minimal - hérissons probablement en torpeur - quand la température est plus faible et le temps humide
South et al., 2020b, Royaume-Uni sur l'hibernation en centre de soins	Clapier en extérieur, avec des matériaux de constructions de nid	35 individus en bonne santé après hospitalisation en centre de soins, bon état corporel et pesant plus de 600 g, 12 individus l'hiver suivant	1 pesée par semaine jusqu'à l'entrée en hibernation (réduction de la prise alimentaire, fèces vert foncé, absence de déplacement des matériaux), 1 pesée 6 semaines après ; observation quotidienne à travers la porte (réveil = alimentation consommée / matériaux déplacés / production de fèces). Sortie d'hibernation si poids < 400 g.	Croquettes pour chat, non pesées	Durée maximale d'hibernation : 111 nuits ; minimale : 5 nuits Durée maximale d'un réveil : 9 nuits Plus longue période d'hibernation = + de perte de poids (exception : prise de poids pour 4 individus)
Vignault et Saboureau, 1993, France, suivi de la température corporelle	Enclos en extérieur avec matériaux de construction de nid. Mesure de la température ambiante près d'un <i>hibernacula</i> de référence	5 mâles et 4 femelles	Suivi quotidien par une baguette devant l'abri montrant si l'animal est sorti et pesée du reste d'aliment. Mesure de la température corporelle toutes les 15 min par radio-télémétrie avec un émetteur inséré chirurgicalement dans la cavité péritonéale	Distribution quotidienne avec pesée des restes de la veille	La température corporelle suit la température ambiante avec un délai d'environ 2 h et une amplitude de 1 à 3 °C de moins Hypothermies nocturnes en pré-hibernation, notamment chez les mâles

Tableau 9 : Exemples d'études sur le hérisson incluant une torpeur expérimentale induite par des conditions environnementales fixées artificiellement en intérieur (première partie).

Etude	Pré-hibernation	Température ambiante	Photopériode	Alimentation	Hébergement	Température corporelle	Exemple de résultat
Cherel et al., 1995 : étude de l'utilisation des protéines et lipides	Période d'adaptation en enclos extérieur jusqu'en octobre, permettant la constitution de réserves adipeuses (France)	25 animaux à 20 °C = torpeur légère 20 animaux à 5 °C = torpeur profonde (hibernation)	12h de lumière par jour	Sans nourrissage (eau à volonté)	Cage individuelle, jusqu'au sacrifice lorsque la perte de poids était suffisante	-	5 °C : perte de 150 g en 210 jours 20 °C : perte de 150 g en 95 jours La perte étant principalement constituée de lipides
Fowler, 1988b	Adaptation en enclos extérieur avec des matériaux de construction de nids, jusqu'en juin, juillet ou aout selon l'année (Ecosse)	11 °C ou 5 °C	0h, 6h ou 24h de lumière par jour	A volonté ou rationné	Pendant 48h aux conditions fixées de température, photopériode et alimentation, avant un retour aux enclos extérieurs	Appareil placé dans la cavité péritonéale sous anesthésie transmettant les données par ondes radio toutes les 30 minutes	Entrée en torpeur : favorisée par une photopériode courte, une alimentation limitée et une faible température ambiante Femelles en lactation ou gestation : entrent moins facilement en torpeur

Tableau 9 (suite) : Exemples d'études sur le hérisson incluant une torpeur expérimentale induite par des conditions environnementales fixées artificiellement en intérieur (deuxième partie).

Etude	Pré-hibernation	Température ambiante	Photopériode	Alimentation	Hébergement	Température corporelle	Exemple de résultat
Kramm et al., 1975, étude des capacités de transport d'oxygène du sang des hérissons en hibernation	Expérience commençant en octobre, immédiatement après l'achat des 8 hérissons	Diminution progressive de la température jusqu'à 4,5 °C en décembre, -4 °C en février puis 4 °C jusqu'en août	Egale à la photopériode extérieure	Sans nourrissage (eau à volonté)	Cage individuelle	Transmetteurs radio fixés aux muscles abdominaux dans la cavité péritoneale en regard du foie	Température corporelle : 6 °C à 4 °C de température ambiante et 1 °C à -4 °C de température ambiante
Webb et Ellison, 1998, étude de la torpeur et des réveils, notamment en termes de consommation de dioxygène	7 hérissons maintenus en clapiers extérieurs pendant le début de l'automne austral (Nouvelle-Zélande), rationnement si prise de poids trop importante	Températures choisies pour induire la torpeur : 5 ou 10 °C, pendant 4h. Mesure à 5 °C pour les réveils, effectués en secouant la cage 10 minutes après le début de l'expérience	Non indiqué (photopériode extérieure en dehors de 4h d'expérimentation)	Distribution de seulement 1/8 ^e de la ration pendant 48h avant l'expérimentation sur la torpeur	Système clos individuel permettant la mesure de la consommation de dioxygène et la surveillance visuelle de l'état de torpeur (exclusion des tests où les animaux se sont réveillés spontanément)	Mesure sur la peau de l'abdomen du hérisson « en boule » à la fin de l'expérience	Consommation de dioxygène en torpeur à 5 °C : 0,5 % de ce qui est consommé par un individu réveillé au repos à la même température. Consommation en réveil : environ la même que réveillé au repos

Deuxième partie : étude expérimentale

1. Introduction

Les hérissons d'Europe hibernent, en conditions naturelles, principalement sous l'influence de la température extérieure, de la disponibilité alimentaire et de la photopériode. En période de pré-hibernation, ils construisent un nid épais et stratifié à base de feuilles sèches, constituent des réserves adipeuses et connaissent parfois des torpeurs journalières. Les mâles et les individus les plus lourds entrent les premiers en hibernation. La torpeur d'hibernation s'exprime alors par des modifications majeures comme une réduction par un facteur dix des fréquences cardiaque et respiratoire, associée à une diminution de la consommation de dioxygène et l'utilisation quasi-exclusive de lipides comme source énergétique. La température corporelle est supérieure de seulement quelques degrés à la température ambiante. De nombreuses variations hormonales surviennent, par exemple une diminution des concentrations d'insuline et de glucagon. Des réveils ont lieu régulièrement, principalement en journée, lorsque la température ambiante est trop élevée ou trop faible. Ils peuvent également être déclenchés par un dérangement physique et s'avérer plus fréquents chez les individus les plus maigres. Ces réveils représentent l'essentiel du coût énergétique en saison d'hibernation, mais permettent aux hérissons de changer de nid, de s'alimenter et d'entretenir leur organisme. L'hibernation dans son ensemble permet cependant d'économiser une importante quantité d'énergie et donc de survivre à la saison froide. Certains individus meurent toutefois, par manque de réactivité face à une inondation, des prédateurs, ou suite à une déshydratation ou une perte de poids excessives les affaiblissant et permettant éventuellement à des maladies de se développer. Les mâles et les individus les plus maigres sortent en premier d'hibernation, pour reconstituer des réserves et se préparer à la période de reproduction.

Une seule étude est disponible dans la littérature concernant l'hibernation en centre de soins, (South *et al.*, 2020b). Celle-ci s'est focalisée sur les variations de poids et des descripteurs de l'hibernation comme le nombre de réveils et la durée d'hibernation, chez de jeunes individus. Dans le cadre de notre expérimentation, nous avons la totalité des hérissons mis en hibernation au CEDAF au cours de trois hivers successifs. En déterminant des jours d'activité par opposition aux jours de torpeur, nous avons pu définir des descripteurs de l'hibernation comme la durée d'hibernation, la proportion de torpeur, ou la durée des phases de réveil et de torpeur.

- Le premier objectif était d'évaluer l'impact sur ces descripteurs de caractères individuels : sexe, âge, état de santé, poids et état d'embonpoint des individus.

- Le second objectif était d'évaluer l'impact de paramètres environnementaux, parfois propres aux centres de soins, sur ces mêmes descripteurs. Il s'agissait notamment de la température ambiante, des quantités d'aliments reçus et du dérangement par la pesée.

- Enfin, le troisième objectif était d'évaluer l'impact des protocoles mis en place sur les hérissons, notamment *via* le suivi des variations de poids et des causes de mortalité ou de ré-hospitalisation.

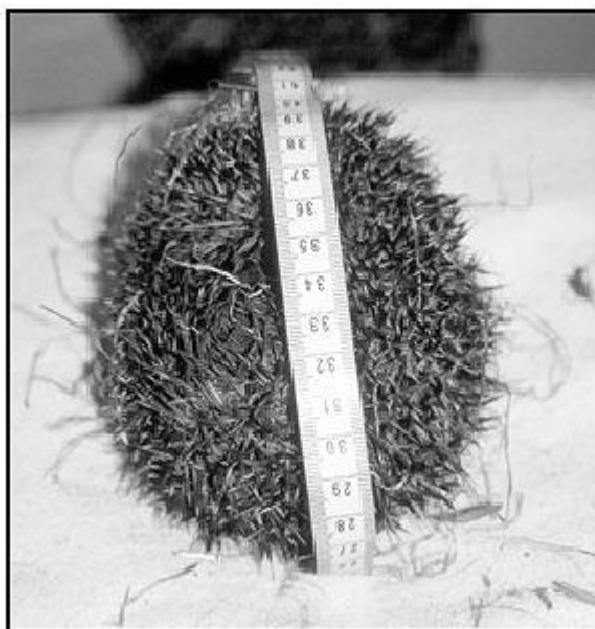
2. Matériels et méthodes

A. Critères d'inclusion des hérissons

Cette étude a porté sur l'ensemble des hérissons mis en hibernation au centre de soins aux animaux de la faune sauvage (CEDAF) de l'Ecole nationale vétérinaire d'Alfort au cours de trois hivers consécutifs (2017-2018, 2018-2019 et 2019-2020). Le transfert des hérissons en secteur d'hibernation débutait lorsque les températures nocturnes devenaient inférieures ou égales à 4 °C, l'étape d'hibernation s'insérant alors entre l'hospitalisation et la réhabilitation. Les hérissons transférés devaient impérativement satisfaire à deux conditions : ne pas présenter de troubles pathologiques à l'issue d'un examen clinique réalisé par la vétérinaire du centre (incluant une anesthésie générale sous isoflurane) et avoir atteint un poids suffisant. Le seuil pondéral a évolué au cours du temps : 500 g minimum initialement, 700 g à partir du 22 janvier 2019 et finalement 600 g pour l'hiver 2019-2020. Au cours de la dernière saison de l'étude d'autres paramètres ont été pris en compte comme critères d'inclusion : une coproscopie négative et un score de Bunnel supérieur à 0,8. Le score de Bunnel a été spécifiquement créé pour noter l'état corporel des hérissons d'Europe en se basant sur le rapport de la mesure de circonférence transversale sur celle de la circonférence longitudinale (Figure 21) relevées sur un animal roulé en boule (Bunnel, 2002). Ce score avait également été mesuré pour la première saison d'hibernation mais sans être utilisé comme critère seuil. Les mesures n'avaient pas été effectuées pour la seconde saison d'hibernation faute de temps.

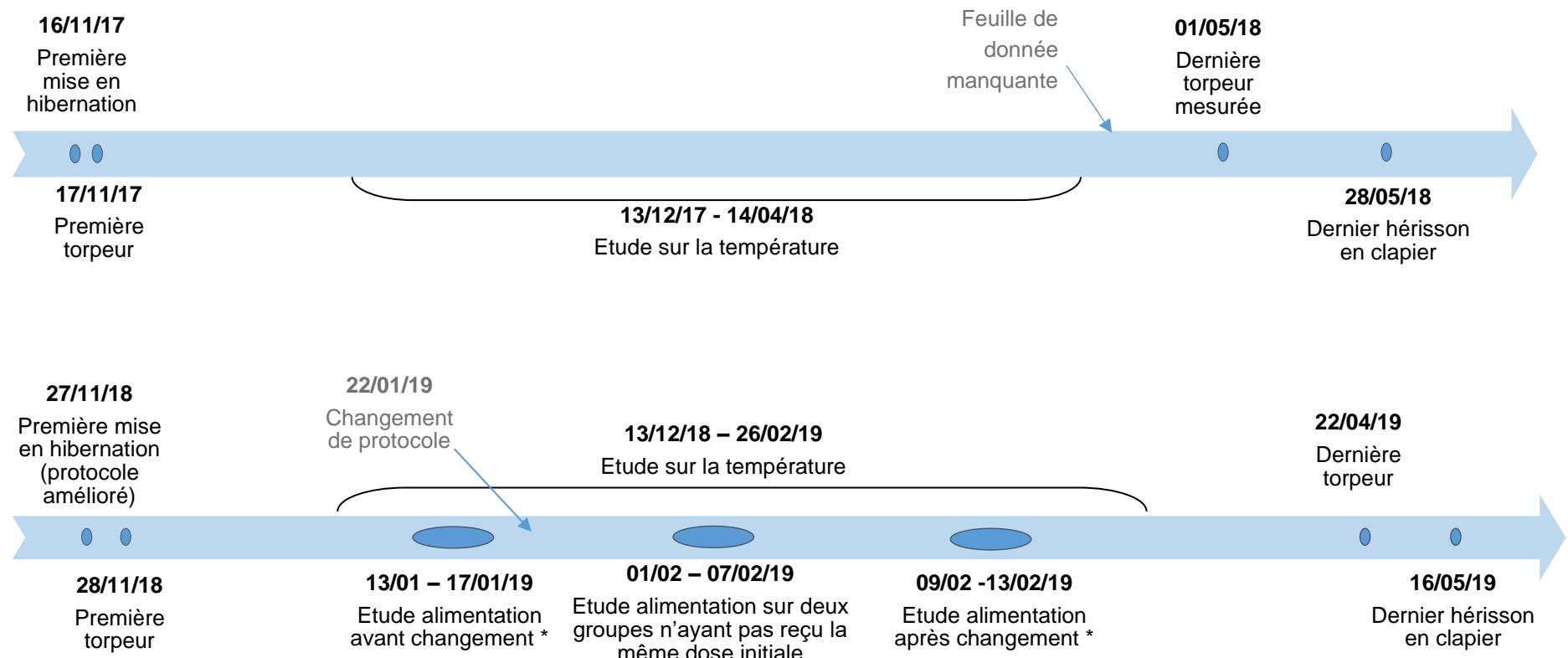
Les saisons d'hibernation, sont dénommées abusivement « hiver 1 » pour la saison 2017-2018 et « hiver 2 » pour la saison 2018-2019 afin de simplifier la présentation, notamment les tableaux de résultat. La Figure 22 résume les principaux événements de ces deux années.

Figure 21 : Mesure de la circonférence longitudinale chez un hérisson d'Europe dans l'objectif de calculer son score de Bunnel (Bunnel, 2002).



Les hérissons ne satisfaisant pas à ces critères restaient dans le secteur « hospitalisation » du CEDAF et n'hibernaient pas. Une fois la période d'hibernation achevée, les animaux concernés étaient placés en enclos de réhabilitation en extérieur entre fin mars et début juin.

Figure 22 : Frise chronologique regroupant les principales dates des deux premières saisons d'hibernation.



B. Conditions d'hébergement dans le secteur « hibernation »

a. Secteur hibernation

Les hérissons aptes à hiberner ont été déplacés dans la zone « réhabilitation » (Figure 23) du CEDAF contenant des volières, des enclos, ainsi qu'un bâtiment constitué d'une unique pièce hébergeant les clapiers ou cages d'hibernation (secteur « hibernation »). Au sein de ce local (noté « Mammifères » sur la Figure 23), la moitié des parois est constituée de murs en béton et l'autre moitié de filets tendus entre des cadres en bois ou de panneaux de bois aggloméré (Figure 24). La luminosité était donc réduite par l'absence de fenêtres mais les filets laissaient filtrer une partie de la lumière extérieure en journée. Aucune mesure de l'intensité lumineuse n'a été réalisée. Un éclairage artificiel assuré par des rampes de tubes fluorescents avait lieu environ une heure par jour, à l'occasion des soins aux hérissons.

Figure 23 : Schéma de la zone « réhabilitation » du centre de soins de la faune sauvage de l'EnvA de 2017 à 2020 (Laurent, 2018, d'après Arné).

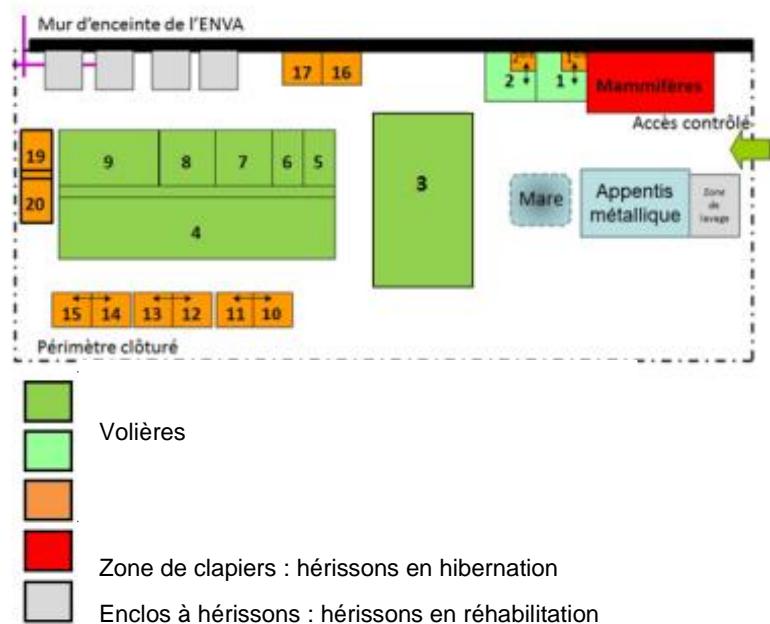


Figure 24 : Photographie de l'extérieur de la pièce correspondant au « secteur d'hibernation » donnant sur la zone « réhabilitation » du CEDAF (Pascal Arné).

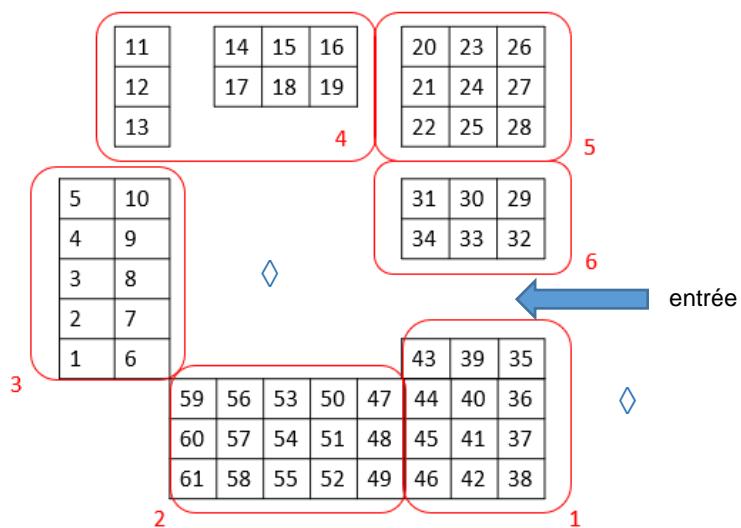


Dans cette pièce, les hérissons étaient hébergés individuellement soit en clapiers en béton soit en cages métalliques de différentes dimensions (approximativement 40 cm de large, 40 cm de haut et 60 cm de profondeur) (Figure 25) répartis dans la pièce selon la disposition représentée par la Figure 26 et aménagées selon l'exemple de la Figure 27.

Figure 25 : Photographies du secteur « hibernation » prises du côté de l'entrée, montrant notamment à gauche des exemples de cages métalliques et à droite des clapiers en béton (Pascal Arné).



Figure 26 : Schéma de l'emplacement des clapiers bétons (groupe 3 et 4, sauf 11, 12 et 13) et cages métalliques d'hibernation des hérissons. Ceux-ci étaient superposés sur deux à quatre étages selon les zones. Les numéros indiquent les groupes des emplacements individuels utilisés pour les analyses statistiques. Des thermomètre ◊ étaient installés, l'un contre la cloison à l'extérieur, l'autre au milieu de la pièce contre un pilier métallique.



Le plancher de chaque clapier/cage était recouvert d'une couche de copeaux de bois dé poussiérés. Un nid constitué d'une boîte remplie de paille hachée disposant d'une ouverture latérale étaient aménagée au fond de l'emplacement, avec à l'avant, placées à proximité de la porte, une gamelle d'eau et une gamelle de croquettes. Dans le protocole initial la cage n'était nettoyée que si elle était visiblement souillée, à l'occasion d'un réveil observé visuellement. Par la suite, il l'était toutes les semaines, à l'occasion de la pesée hebdomadaire du hérisson.

Figure 27 : Modèle pour la mise en place d'une cage : le plancher est couvert de copeaux de bois, un abri est rempli de paille pour la confection du nid du hérisson et des gamelles contenant de l'eau ou des croquettes sont placées à l'avant côté observateur. La grille de la porte a été ôtée pour plus de lisibilité (photographie personnelle).



b. Alimentation

Les hérissons en hibernation étaient nourris avec des croquettes pour chat adulte de la marque Royal Canin (RC365). Il avait initialement été décidé de leur distribuer une base de 30 g de croquettes par jour, augmentée à partir du 25 février selon les pesées à 40 ou 50 g (seuils non standardisés dans le protocole initial, correspondant approximativement à : 50 g pour les individus ayant perdu du poids et 40 g pour la majorité des autres, notamment ceux ayant gagné moins de 250 g de poids corporel). À compter du 22 janvier 2019 le protocole a été modifié avec une base de départ de 50 g de croquettes pour tous, réduite d'abord à 40 g si le hérisson venait à dépasser le poids de 1,2 kg (seuil d'obésité) voire à 30 g de croquettes adulte ou de croquettes hypocaloriques (Satiety Weight Management Royal Canin) selon l'évolution effective du poids de l'animal. Au cours de la troisième et dernière saison de l'étude, la quantité de base était toujours de 50 g mais les seuils ont été abaissés afin de prévenir plus précocement le développement d'une obésité : diminution à 40 g de croquettes dès que le poids corporel atteignait 1 kg et à 30 g pour 1,1 kg. Lorsque le hérisson n'arrivait pas à se mettre complètement en boule du fait de son obésité, il recevait alors 30 g de croquettes hypocaloriques.

Lors de l'observation quotidienne, si la gamelle de croquettes n'avait pas été entièrement vidée par le hérisson, la quantité résiduelle était pesée et le complément à sa ration individuelle quotidienne était ajouté pour obtenir le poids de croquettes souhaité. Les gamelles étaient entièrement vidées au minimum une fois par semaine pour éviter le gaspillage. Elles étaient également entièrement vidées et lavées en conséquence chaque fois qu'elles étaient souillées (fèces, urine, litière). La gamelle d'eau était également nettoyée et remplie à nouveau quotidiennement.

c. Suivi indirect de l'état de santé des hérissons

Dans le protocole initial, les hérissons étaient pesés au minimum tous les mois, au maximum une fois par semaine, à l'occasion de réveils constatés visuellement (ne concernant donc pas la totalité des hérissons). A partir du 22 janvier 2019, les pesées hebdomadaires ont été systématisées. Afin de répartir équitablement la charge de travail, les équipes de garde n'avaient quotidiennement qu'une fraction des animaux à peser (toujours le même lot de cages numérotées pour un jour donné de la semaine). En cas de perte de poids excessive constatée (- 30 % par rapport au poids à l'admission en secteur « hibernation » dans le protocole initial ou passage en deçà de 550 g à partir du 22 janvier 2019) ou d'obésité, les hérissons étaient retransférés en hospitalisation.

Les personnes s'occupant des clapiers/cages pouvaient communiquer oralement sur l'état de santé des individus avec les soigneurs ou la vétérinaire. Cependant la plupart des messages étaient passés par écrit, sur les feuilles de relevé des données de la thèse mises à disposition initialement (Figure 28). Un cahier de transmission d'information appelé « cahier de bord » a été mis en place dès le début du deuxième hiver, permettant de rapporter davantage d'informations et une meilleure conservation de celles-ci (Figure 29). Y étaient quotidiennement inscrits tous les transferts réalisés (entrée et sortie du secteur « hibernation »), les éventuelles anomalies observées sur les animaux (toux, selles vertes, poids insuffisant etc.) ou « rien à signaler » le cas échéant. Les animaux concernés étaient explicitement identifiés par leur numéro CEDAF individuel et leur numéro d'emplacement. La vétérinaire consultait régulièrement ce cahier et contresignait tous les signalements, attestant qu'ils avaient été pris en compte. Selon les anomalies de santé des individus, des examens cliniques, des coproscopies ou un retour direct en hospitalisation pouvaient être réalisés.

Figure 28 : Modèle définitif de feuille de relevé hebdomadaire des données d'hibernation, une ligne correspondant à un individu en secteur d'hibernation.

N° dossier CEDAF	N° Date Poids	Pesée		LUNDI /		MARDI /		MERCREDI /		JEUDI /		VENDREDI /		SAMEDI /		DIMANCHE /		N°	
		T°e Min Max		T°e Min Max		T°e Min Max		T°e Min Max		T°e Min Max		T°e Min Max		T°e Min Max		T°e Min Max			
		T°i Min Max		T°i Min Max		T°i Min Max		T°i Min Max		T°i Min Max		T°i Min Max		T°i Min Max		T°i Min Max			
		ALIM	F																
		Restes	Ajout																
1																		1	
2																		2	
3																		3	
4																		4	

Figure 29 : « Cahier de bord » mis en place dès le deuxième hiver permettant la transmission et la conservation d'informations concernant les mouvements de hérissons en secteur hibernation et les anomalies ou absence d'anomalie observées.

2018 - 2019

A COMPLETER TOUS LES JOURS			
Date	N° étapier/N° CEDAF	NOTIFICATION "RAS", déplacement d'animaux, anomalies constatées sur les animaux, incidents divers...	Nom Prénom
27/11	N° 1 / N° 536	Arrivée en hibernation	Julie MARTIN
27/11	N° 2 / 458	"	"
3/12	3 / 4335	"	"
6/12	6 / 6202	"	"
5/12	5 / 6548	"	"
6/12	6 / 5182	CAHIER DE BORD SECTEUR HIBERNATION	"
7/12	7 / 6866	"	"
8/12	8 / 5186	"	"
9/12	9 / 4403	"	"
10/12	10 / 4376	"	"
11/12	11 / 5181	A COMPLETER QUOTIDIENNEMENT	"
12/12	12 / 5181	"	"
20/12	Ensemble	RAS, pas d'activité de aucun des juvéniles	Julie MARTIN
20/12	(A conserver dans le secteur hibernation)		
16/12	16 / 5162	"	Julie MARTIN
15/12	15 / 5183	"	"
16/12	16 / 5023	"	"
20/12	19 / 4175	entrée en hibernation RAS	Juvénile régnier
21/12	Ensemble	RAS, pas d'activité constatée (3 jet au soleil)	Julie MARTIN
21/12	21 / 5160	entrée en hibernation	Julie MARTIN
19/12	19 / 5182	entrée en hibernation	Julie MARTIN
20/12	20 / 5181	(THÈSE LENA DUMORTIER)	-

Document à conserver dans le secteur hibernation (thèse de Lena DUMORTIER)

C. Relevé de données individuelles

Certaines données individuelles ont été recopierées à partir du dossier clinique de chacun des hérissons recrutés dans l'étude (Figure 30). Il s'agissait du sexe, de la catégorie d'âge constatée lors de l'admission (« juvénile non sevré », « juvénile sevré » ou « adulte »), d'une synthèse de l'examen clinique d'entrée, des poids d'admission au CEDAF et à l'entrée en secteur « hibernation », des dates permettant de déduire leur durée d'hospitalisation, et du score de Bunnel obtenu avant transfert en secteur « hibernation ».

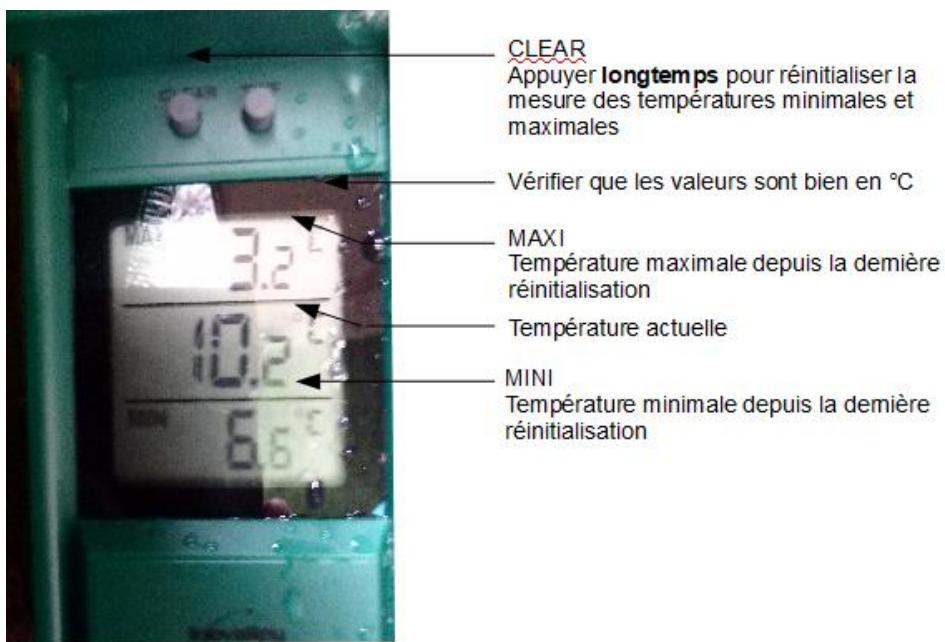
Figure 30 : Deuxième et troisième pages du dossier clinique « mammifère » utilisé au centre de soins de 2017 à 2020 (Laurent, 2018).

TRAITEMENT EN URGENCIE		NOM(S):	DATE:	HEURE:			
Cage à O ₂	Réhydratation	Volume :	RL /	G5%	Vole : PO/SC/IV	Réchauffement	
EXAMEN GENERAL				DATE:	HEURE:		
CONSULTANT(S): Clin.:		Mon.:	NI:	/			
Examen à distance :							
Mors avant examen : Anomalies dans la boîte : Aucune Diarrhée Vomissements Sang Autre : AR							
Vigilance : Norm. Diminué Null. AR Port de tête : Norm. Penché à Ga. Penché à Ds. Retourné AR Démarche ébriuse : No Oo AR							
Décubitus : Non Stern. Lat. AR Botterie : Non Ant.Ga Ant.Ds Post.Ga Post.Ds Diff. respi. : No Oo AR FR : AR							
Examen rapproché :							
Âge : Adulte Juvenile sevré Juvenile non sevré AR							
NEC : En état Maigre Cachectique AR Index Bunnell (hérissons) : Lat. Long. Rapport : T ^e pièce : AR							
FC : Sous AGc AR Pouls : Ressenti Non ress. AR TRC : AR Couleur muq. : Rosé Pâles Cong. AR							
T ^e : Sous AGc AR DH : Faible (<5%) Moyenne (5-10%) Forte (>10%) AR Ht : % PT : g/L							
Anomalies :		Appareil externe	Appareil locomoteur	Appareil respiratoire	Appareil oculaire	Appareils digestif et urinaire	
EXAMEN SPECIFIQUE							
CONSULTANT (si diff.) :		DATE (si diff.) :	HEURE (si diff.) :				
Appareil externe :							
Parasitisme externe : Non Puces Tiques Oeufs mouches Myiasis superficielle Myiasis dans cavité Autre : AR							
Obs. supp. :							
Légende : Pl=plaie ; D=dépilation ; Cr=croute ; Ab=abcès ; H=hématome ; I=tuméfaction indéterminée. Pour les plaies, rajouter : =superficielle ; +=profonde ; h=hémorragique ; p=prédateur ; a=abrasion ; s=striction ; CE=corps étranger ; I=origine indéterminée.							
Légende : FF/Fo=fesse fermée/ouverte ; LF/LO=luxation fermée/ouverte ; C=cal stable. Pour les fractures, rajouter c=cal instable ; o=os ressorti ; -=fracture simple ; *=fracture complexe ; ?=suspicion de fracture.							
Appareil locomoteur :							
Antérieur gauche		Antérieur droit	Postérieur gauche	Postérieur droit			
Paresie/paralysie :	Non Spas. Flas.	Non Spas. Flas.	Non Spas. Flas.	Non Spas. Flas.	AR		
Retrait du membre :	Norm. Dim. Abs.	Norm. Dim. Abs.	Norm. Dim. Abs.	Norm. Dim. Abs.	AR		
Noception :	Norm. Dim. Abs.	Norm. Dim. Abs.	Norm. Dim. Abs.	Norm. Dim. Abs.	AR		
Proprioception :	Norm. Dim. Abs.	Norm. Dim. Abs.	Norm. Dim. Abs.	Norm. Dim. Abs.	AR		
Obs. supp. :							
Appareil oculaire :							
Légende : X=crevè ou absent ; Ex=exophthalmie ; Bu=buphtalmie ; Cj=conjonctivite ; Ep=épiphora ; Pus=pus ; Myd=mydriase ; Myo=miosite ; Ul=ulcère ; Hy=hypéra ; Hyp=hypopion ; Tynd=effet Tyndall + ; Syn=synéchies ; Lux=luxation du cristallin ; Cat=cataracte							
Obs. supp. :							
Appareil respiratoire :							
Dyspnée : Non Insp. Exp. Mixte	Discordance AR	Toux : No Oo AR	Jetage : Non Sér. Muco-P. Epi. Go Ds AR				
Auscultation : Normale	Sifflements	Crépitements	Claquements AR				
Obs. supp. :							
Appareils digestif et urinaire :							
Selles : Norm. Diarr. Mélénac Hématochécie Autre :	AR	Uries : Norm. Hématurie Autre :	AR				
Incontinence : Non Fécales Urinaires AR		Prolapsus rectal : No Oo AR	Vomissements : No Oo Hématémèse AR				
Palpation abdominale : Normale Douloureuse Liquidiennne Glob. Masse Autre :			AR				
Obs. supp. :							
AFFECTIONS FREQUENTES							
Affections	Suspi.	Critères					
Crénosomose	Ca S						
Capillarose	Ca S						
Telgne	Ca S						
Gale	Ca S						
Traumatisme crânien	Ca S						
Traumatisme médiulaire	Ca S						
Etat de choc	Ca S						
BILAN ANAMNESTICO-CLINIQUE							
SUIVI EN HOSPITALISATION							
Date	Consultant	Observations					
TRANSFERT EN REHABILITATION							
Date :	Poids :	Volière/enclos :	Alimentation :				
SUIVI EN REHABILITATION							
Date	Consultant	Observations					
SORTIE							
Mort	Date :	Poids :					
Cause :		Euthanasie					
Obs. supp. :		Motif :					
Relâcher							
Transfert							
Lieu :							

Au cours de l'hibernation ont également été utilisées des feuilles conçues spécifiquement pour cette thèse (Figure 28). Plusieurs versions intermédiaires plus ou moins complètes d'aide à la collecte quotidienne des données se sont succédées. Une feuille recto-verso correspond à une semaine et comporte une ligne par hérisson (38 sur chaque face).

Tous les jours étaient relevées et inscrites sur cette feuille les températures ambiantes minimales et maximales enregistrées sur les dernières 24 h dans la pièce d'hibernation (« T[°]i » Min et Max) ainsi qu'à l'extérieur (« T[°]e » Min et Max), à gauche de la porte d'entrée, à l'aide de deux thermomètres digitaux INOVALLEY 312elv, réinitialisés tous les jours au cours de l'après-midi, pendant les soins quotidiens aux hérissons en hibernation (Figure 31). Pour chaque hérisson étaient ensuite notés le poids (en grammes) des restes de nourriture (colonne « Restes »), la quantité (en grammes) de croquettes ajoutées pour arriver au poids de croquettes souhaité (colonne « Ajout »). Enfin, si le hérisson était vu en activité une croix était placée dans la colonne « A » et si des fèces étaient présentes, elles étaient retirées de la cage et une croix était marquée dans la colonne « F ». Les pesées éventuelles étaient consignées en début de ligne.

Figure 31 : Photographie d'un des thermomètres utilisés pour mesurer quotidiennement les températures minimales et maximales dans le secteur hibernation avec des indications concernant son utilisation.



Les deuxième et troisième hiver, un petit chauffage électrique d'appoint était allumé lorsque la température ambiante de la pièce était inférieure à 10 °C.

Des températures au sein de deux nids contenant des hérissons (emplacements 1 et 11) ont été mesurées du 23 décembre 2018 au 9 avril 2019 et inscrites sur le cahier de transmission. Les sondes de ces thermomètres (INIVALLEY T 05) étaient placées le plus au centre possible du nid et replacées quand les hérissons les avaient déplacées. Ainsi les températures minimales et maximales étaient notées chaque jour dans le « cahier de bord ».

D. Analyses statistiques

a. Effectifs généraux

Au total ont été inclus dans l'étude 96 individus en 2017-2018, 92 en 2018-2019, 39 en 2019-2020. Au cours de la troisième saison est intervenu un changement de locaux (14 janvier 2020) suite au déménagement du CEDAF dans un bâtiment neuf. Le premier confinement (mars 2020) dû à la crise sanitaire de la Covid-19, s'est traduit par la fermeture du centre qui a dû être vidé de ses animaux conduisant à la réhabilitation ou au relâcher anticipé des hérissons. Compte tenu du changement de local d'une part et du nombre d'individus comme de jours d'étude réduits d'autre part, pour ce troisième hiver, il a été décidé de n'exploiter que très partiellement les données colligées : une seule analyse a été effectuée, relative à l'effet de la pesée hebdomadaire sur l'état de torpeur des hérissons. Nous n'évoquerons donc quasi-exclusivement que les deux premières saisons d'hibernation dans la suite des analyses. Ont par ailleurs été exclus les individus présents moins d'une semaine dans le secteur d'hibernation. Pour les analyses basées sur des caractéristiques individuelles, n'a été conservé qu'un individu de chaque portée (lorsque des fratries de juvéniles ont été admises au CEDAF) pour garantir l'indépendance des individus nécessaire pour une partie des tests statistiques. Enfin pour les analyses portant sur des caractéristiques de l'hibernation, ont été exclus les individus hibernant moins de sept jours, c'est-à-dire dont le premier et le dernier jour de torpeur observés étaient séparés de moins de cinq jours car il était alors impossible d'obtenir les données qualifiant l'hibernation suffisamment précises, comme la moyenne des durées des phases de torpeur ou la proportion de jours de torpeur.

Les effectifs utilisés comprenaient alors 74 femelles et 65 mâles ainsi que 6 individus dont le sexe n'était pas rapporté dans leur dossier clinique (Tableau 10).

Les adultes étaient des individus de plus d'un an *a priori* et les juvéniles étaient considérés sevrés lorsqu'ils pèsent plus de 350 g à l'entrée en centre de soins, en l'absence de contre-indication par l'alimentation qu'ils acceptaient.

Tableau 10 : Effectifs selon le sexe, la catégorie d'âge (à l'admission au CEDAF) et la saison d'hibernation.

	Hiver 1	Hiver 2
Femelles	41	33
Mâles	37	28
Adultes	23	10
Juvéniles sevrés	36	26
Juvénile non sevrés	21	29

Des scores de santé avant l'hibernation et au cours de l'hibernation ont été attribués à chaque individu. Ces scores étaient compris entre +1 et -3. Le premier score était établi lors de l'examen clinique d'entrée et du suivi en hospitalisation. Deux atteintes bénignes équivalaient à une « atteinte systémique simple », deux atteintes systémiques simples équivalaient à une « atteinte systémique intermédiaire » (Tableau 11). Le score minimal (-3) concernait des atteintes systémiques

sévères. Toutes les affections constatées étaient considérées comme résolues à l'entrée en hibernation.

Tableau 11 : Clé de détermination du score de santé avant hibernation.

Score	1	0	-1	-2	-3
Définition	Bonne santé	Atteinte « bénigne »	Atteinte systémique simple	Atteinte systémique intermédiaire	Atteinte systémique grave
Exemple 1	Absence d'anomalie notée	Teigne	Nématodose pulmonaire	Nématodose pulmonaire et abcès facial	Suspicion d'anémie, diarrhée, nématodose pulmonaire
Exemple 2		Maigreurs sans autre signe associé	Déshydratation moyenne et ectoparasites en quantité importante	Déshydratation moyenne, ectoparasites en quantité importantes et diarrhée	Nématodose pulmonaire, épistaxis, fracture de molaire, jetage purulent, emphysème sous-cutané

Le score de santé pendant l'hibernation dépendait des informations transmises par le cahier de transmission et à de plus rares occasions du dossier clinique lors d'une ré-hospitalisation (Tableau 12).

Tableau 12 : Clé de détermination du score de santé pendant l'hibernation.

Score	1	0	-1	-2	-3
Définition	Bonne santé	Atteinte « bénigne »	Atteinte systémique simple	Atteinte systémique intermédiaire	Atteinte systémique grave
Exemple 1	Absence d'anomalie rapportée	Toux occasionnelle sans prise en charge	Réhospitalisation temporaire	Réhospitalisation sans retour en hibernation	Mort en hibernation ou moins d'une semaine après
Exemple 2		Episode de diarrhée unique sans prise en charge	Diarrhée récurrente		Mort moins d'une semaine après la réhospitalisation

A noter que cinq hérissons sont morts au cours du premier hiver mais l'un d'entre eux n'est pas inclus dans ces effectifs car il n'avait pas hiberné suffisamment longtemps (Tableau 13). Les effectifs étaient moindres pour les scores intermédiaires pendant hibernation du premier hiver par rapport au second car en l'absence de cahier de transmission cette année-là, moins d'informations étaient disponibles.

Tableau 13 : Effectifs par score de santé et par année.

Score	Hiver 1 avant hibernation	Hiver 2 avant hibernation	Hiver 1 pendant hibernation	Hiver 2 pendant hibernation
-3	2	4	4	2
-2	23	12	5	5
-1	37	29	2	8
0	14	16	3	6
1	4	4	66	44

Les analyses sur la température et l'alimentation ont été conduites sur des périodes spécifiques (Figure 22). Les dates ont été choisies pour couvrir la majorité de la saison d'hibernation en travaillant sur un groupe stable d'au moins vingt individus, ce qui nous a conduit à exclure les premières semaines de collecte de données, jusqu'à ce qu'un nombre suffisant de hérissons aient été transférés (Tableau 14). Pour l'alimentation deux analyses distinctes ont été effectuées, au cours de la deuxième saison d'hibernation. La première consistait à comparer le nombre de jours de torpeur des mêmes individus, sur deux périodes où les températures ambiantes étaient similaires, selon qu'ils recevaient 30 puis 50 g de croquettes par jour (« influence de la quantité d'aliment reçue », avant et après augmentation de la quantité de nourriture). La seconde analyse comparait sur une même période deux groupes d'individus recevant tous 50 g de croquettes mais ayant commencé leur séjour en secteur hibernation pour les uns avec 30 g versus 50 g de croquettes pour les autres (Tableau 14).

Tableau 14 : Effectifs utilisés pour l'étude des effets potentiels de la température et de l'alimentation.

	Hiver 1	Hiver 2
Hibernation température	21	28
Influence de la quantité d'aliment reçue		33
Influence de la quantité d'aliment distribuée initialement		68 (30 g initialement) 15 (50 g initialement)

Pour les analyses concernant la date de sortie, ont été exclus les individus sortis d'hibernation de façon anticipée (mort, hospitalisation, évasion du clapier) (Tableau 15).

Tableau 15 : Effectifs utilisés pour l'étude de l'influence des caractéristiques individuelles sur la date de sortie d'hibernation.

	Hiver 1	Hiver 2

Femelles	32	29
Mâles	28	26
Adultes	19	9
Juvéniles sevrés	29	21
Juvénile non sevrés	13	27

b. Définition des paramètres d'hibernation utilisés

Les feuilles d'hibernation remplies chaque jour permettaient de déduire si chaque hérisson était plus probablement en phase de torpeur ou d'activité. Un hérisson était considéré « en activité » :

- S'il était vu réveillé ;
- S'il avait émis des fèces et consommé au moins 2 g d'aliment ;
- S'il avait mangé au moins 7 g de son aliment.

Ces critères avaient pour objectif de limiter certaines incertitudes dues au fait qu'une selle pouvait parfois être remarquée avec un jour de retard et que la nourriture pouvait être pesée de façon imprécise parfois.

Un hérisson était considéré en période d'hibernation depuis le premier jour jusqu'au dernier jour de torpeur. Il n'était pas possible de définir de période de pré-hibernation car aucun changement de rythme de torpeur n'était facilement observé au niveau du groupe, d'autant plus que les individus avaient des comportements d'hibernation très variés. A partir de cette période d'hibernation était calculée sa durée d'hibernation. Pendant cette période ont été calculés le nombre de jours de torpeur et le nombre de jours d'activité (« réveils ») permettant d'obtenir le taux de torpeur en faisant le rapport du nombre de jour de torpeur sur le nombre de jours d'activité. Les périodes d'activité pendant l'hibernation étaient alors considérées comme des réveils. Le nombre de jours consécutifs de torpeur ou de réveil ont été comptabilisés pour chaque individu. Les médiane et troisième quartile de ces différentes durées ont été obtenues au moyen du logiciel Excel. La durée médiane du cycle correspond à la somme des médianes des durées de torpeur et de réveils.

Les poids de début et de fin d'hibernation correspondaient à des pesées obtenues à moins de quatre jours du début et de la fin de l'hibernation respectivement. Si aucune pesée ne satisfaisait à ce délai, étaient retenues la première et la dernière pesées incluses dans la période d'hibernation. Les pesées étant plus aléatoires et souvent moins fréquentes le premier hiver, les pesées de début ou de fin d'hibernation s'avéraient moins en rapport avec les dates effectives d'entrée et sortie d'hibernation. A cause de ce faible nombre de pesée, il manquait l'une ou l'autre valeur pour certains individus, ce qui réduisait les effectifs lors de l'étude de l'influence de ces poids sur l'hibernation : pour le poids de début d'hibernation cela correspond à 13 individus le premier hiver, 5 le second, et pour le poids en fin d'hibernation cela correspond à 15 individus le premier hiver et 4 le second. Le gain de poids quotidien correspond à la moyenne de poids gagné par jour entre ces deux pesées.

c. Conditions utilisées pour le choix des analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du site internet BiostaTGV (Institut Pierre Louis d'Epidémiologie et de Santé Publique, 2017). Les individus étaient indépendants les uns des autres.

- Le test du Chi2 a été utilisé pour comparer le nombre de torpeurs au sein d'un même groupe en torpeur, avant et après un changement donné (quantité d'aliment par exemple) ; en vérifiant que les effectifs attendus sous l'hypothèse nulle (absence de différence) soient supérieurs ou égaux à cinq.
- Le test exact de Fischer a été utilisé pour comparer le nombre de torpeurs entre deux groupes lorsque les conditions pour le test du Chi2 ne sont pas respectées.
- Le test de Student a été utilisé pour comparer les moyennes de deux groupes lorsque la répartition des données dans la population suivait une loi normale. Cela nécessitait également une indépendance des individus et des variances suffisamment proches (le rapport du carré des variances des deux groupes étant inférieur ou égal à trois).
- Le test de Mann-Whitney a été utilisé pour comparer les médianes de deux groupes lorsque les conditions du test de Student n'étaient pas respectées, notamment concernant la normalité et les variances.
- Le test d'ANOVA (ou analyse de la variance) a été utilisé pour comparer entre elles plus de deux moyennes, avec des individus indépendants et une répartition normale des données dans la population.
- Le test de Kruskal-Wallis a été utilisé pour comparer plus de deux médianes entre elles lorsque la répartition des données dans la population ne suivait *a priori* pas une loi normale.
- Une corrélation de Pearson a été employée pour analyser des données quantitatives suivant *a priori* une loi normale dans la population. Lorsque cela n'était pas le cas, c'est une corrélation de Spearman qui a été réalisée.

Le seuil de significativité retenu était de 0,05. Un possible manque de puissance statistique était suspecté lorsque le degré de signification était inférieur ou égal à 0,2.

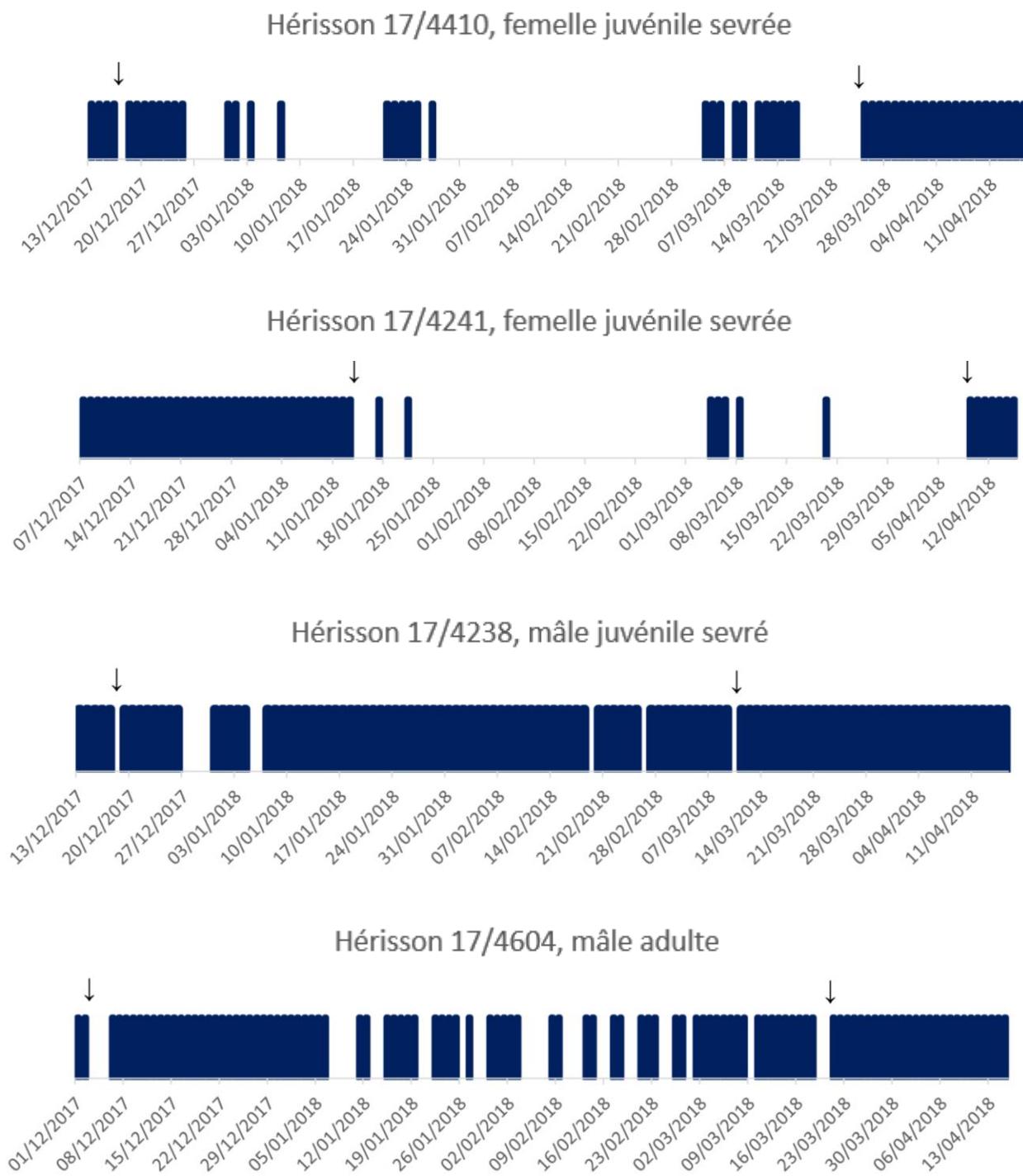
3. Résultats

A. Descriptions de l'hibernation et des températures observées

a. L'hibernation au niveau individuel

Les profils d'hibernation se sont avérés très diversifiés en fonction des individus et de la période d'étude. Les figures ci-dessous illustrent les hibernations de quatre spécimens différents au cours du premier hiver (Figure 32).

Figure 32 : Exemple de profils d'hibernation de quatre individus au cours de l'hiver 2017-2018. Les barres bleues correspondent aux périodes d'activité et les zones blanches à des périodes de torpeur. Des flèches indiquent les début et fin d'hibernation.



Ainsi, le hérisson 17/4241 a été en torpeur pendant près de 6 semaines sans interruption tandis que le 17/4238 n'a été en torpeur que 9 jours sur toute la période, dont au maximum quatre consécutifs. Les périodes où la torpeur se manifestait le plus fréquemment pour chaque individu semblait se situer entre janvier et mars cet hiver-là, même si certains hérissons hibernaient dès décembre. Les périodes de réveil pouvaient être de plusieurs jours. Devant la disparité des réactions individuelles face à ce même environnement, nous ne nous aventurerons pas à décrire une hibernation type, mais étudierons notamment les facteurs pouvant causer en partie ces différences, grâce à des tests statistiques dans les parties suivantes.

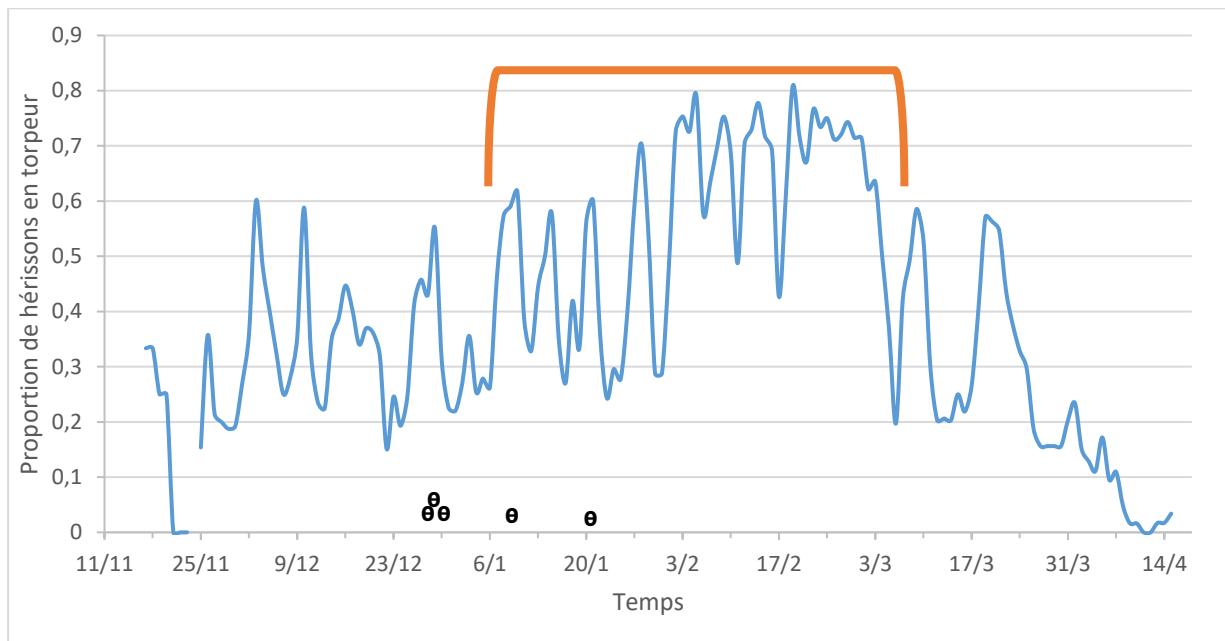
b. L'hibernation au niveau collectif

Sur le plan collectif, la Figure 33 illustre les deux saisons d'hibernation étudiées entre 2017 et 2019, et montrent des pics de torpeur contrastés survenant entre janvier et début mars le premier hiver et en février le second hiver.

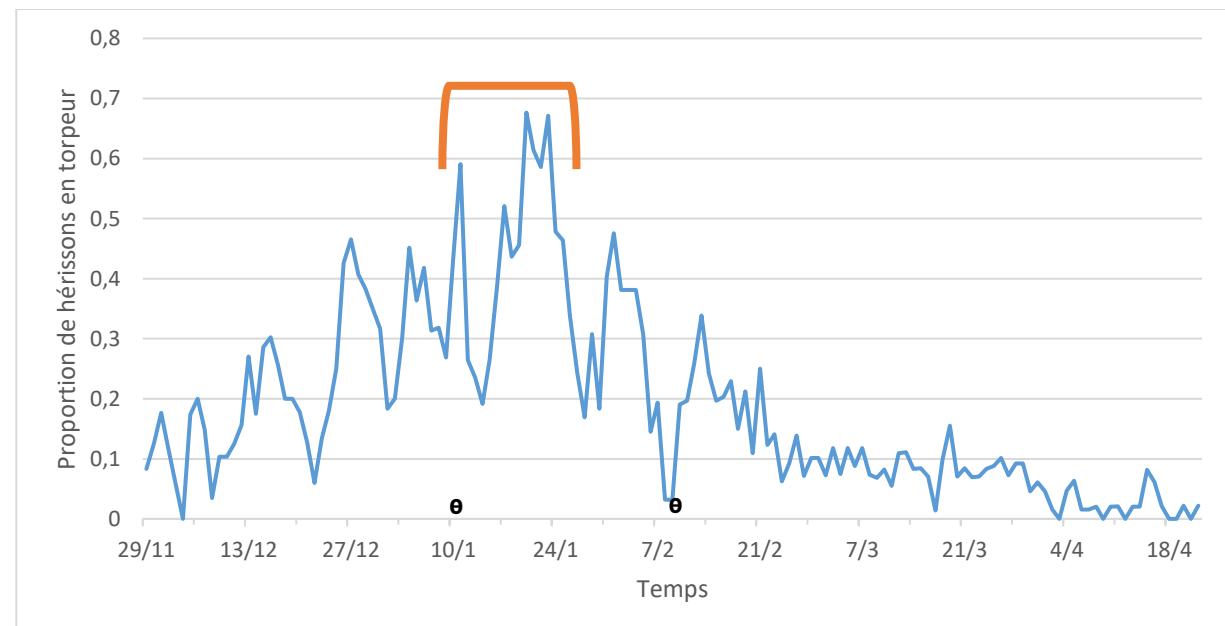
Figure 33 : Proportion de hérissons en torpeur parmi tous les hérissons présents chaque jour (les effectifs peuvent varier d'un jour à l'autre et étaient plus faibles aux extrémités des graphiques, notamment les premiers jours de chaque saison d'hibernation). Les pics de torpeur sont soulignés par une accolade orange. Les morts sont indiqués par θ .

A : premier hiver, B : second hiver.

A



B



Les moyennes des taux de torpeur et des durées d'hibernation (tests de Student), ainsi que les médianes des médianes individuelles, et troisièmes quartiles individuels des durées des phases

de torpeur et les médianes de la date de sortie (tests de Mann-Whitney) étaient significativement différents : l'hibernation était moins marquée le second hiver en termes de durée et de proportion de jours en torpeur, avec des phases de torpeur proportionnellement moins longues pour des cycles torpeur-réveil de même durée (Tableau 16).

Tableau 16 : Résultats des tests de Student pour le taux de torpeur et la durée d'hibernation et de Mann-Whitney pour les autres paramètres d'hibernation étudiés, en fonction de l'année (Hiver 1 : 96 hérissons, hiver 2 : 92, sauf pour la date de sortie avec hiver 1 : 60 hérissons, hiver 2 : 55).

Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
Moyennes	Degré de signification	Moyennes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification
Hiver 1 : 0,56	5×10^{-5}	Hiver 1 : 79	2×10^{-4}	Hiver 1 : 5,25	0,23
Hiver 2 : 0,40		Hiver 2 : 59		Hiver 2 : 4,5	

Médiane des phases de torpeur		Médiane des phases de réveil	
Médianes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification
Hiver 1 : 2,75	6×10^{-6}	Hiver 1 : 2	0,07
Hiver 2 : 1,5		Hiver 2 : 2	

3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
Médianes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes	Degré de signification
Hiver 1 : 4	7×10^{-7}	Hiver 1 : 3,75	0,10	Hiver 1 : 22/03	7×10^{-21}
Hiver 2 : 2		Hiver 2 : 4		Hiver 2 : 20/02	

Les durées d'hibernation n'étaient pas significativement corrélées avec le taux de torpeur individuel quelle que soit la saison d'étude (Tableau 17).

Tableau 17 : Résultats des corrélations de Pearson entre les durées d'hibernation et les taux de torpeur des hérissons, pour chaque saison d'hibernation.

	Coefficient de corrélation	Degré de signification
Hiver 1	0,08	0,48
Hiver 2	0,02	0,87

c. Relevés de température

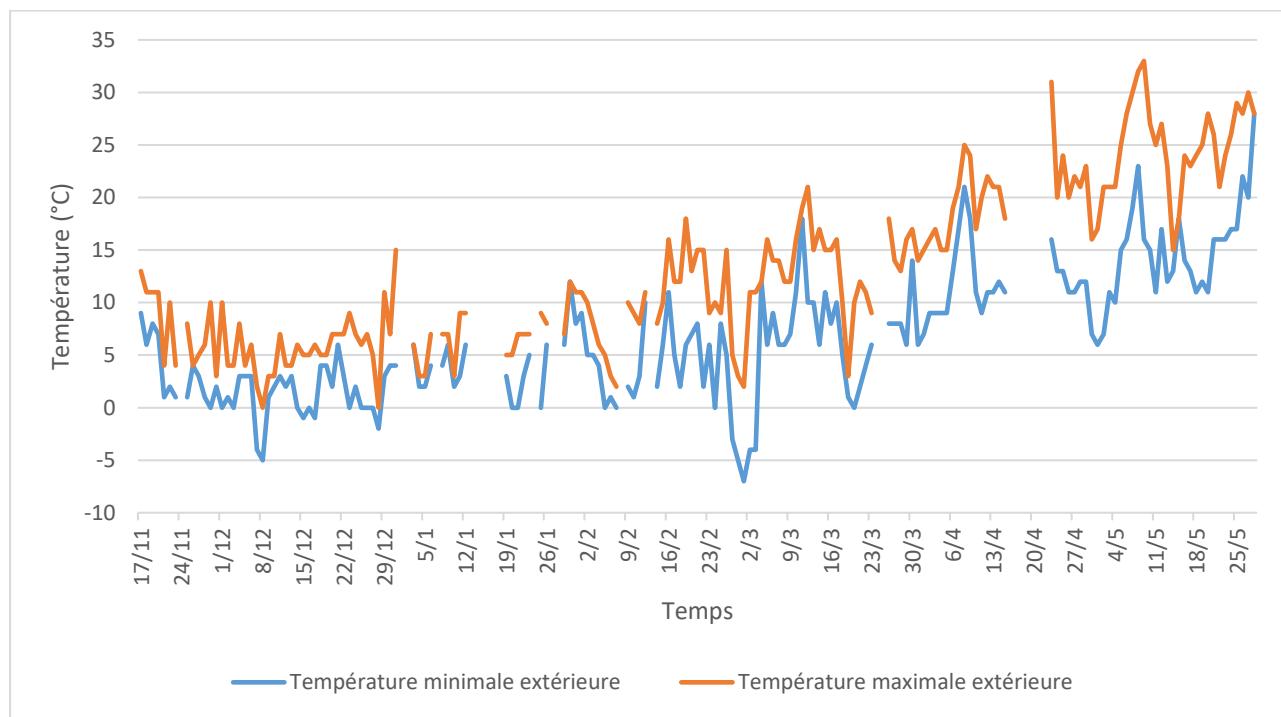
Différents relevés de température ont été effectués au cours des saisons d'hibernation. Tout au long de l'étude ont été notées les températures minimales et maximales dans la pièce accueillant les hérissons ainsi que dehors (Figure 34 et Figure 35). La comparaison des températures minimales et maximales entre l'intérieur et l'extérieur a montré qu'elles demeuraient relativement proches : si une partie des valeurs extrêmes semblait écrêtée dans la pièce d'hibernation (effet d'une isolation partielle), lorsque les températures se stabilisaient pendant plusieurs jours, les valeurs étaient davantage homogènes entre intérieur et extérieur. Au début de la première saison, jusqu'au 20 décembre environ, on observe tout de même que les températures étaient plus élevées dans la

pièce qu'en extérieur. Nous utiliserons par la suite les valeurs des températures mesurées au sein du local d'hibernation.

Figure 34 : Relevé des températures minimales et maximales dans la pièce contenant les clapiers/cages (intérieure) et à l'extérieur de cette pièce au cours de la saison 2017 - 2018.

A : extérieur, B : intérieur.

A



B

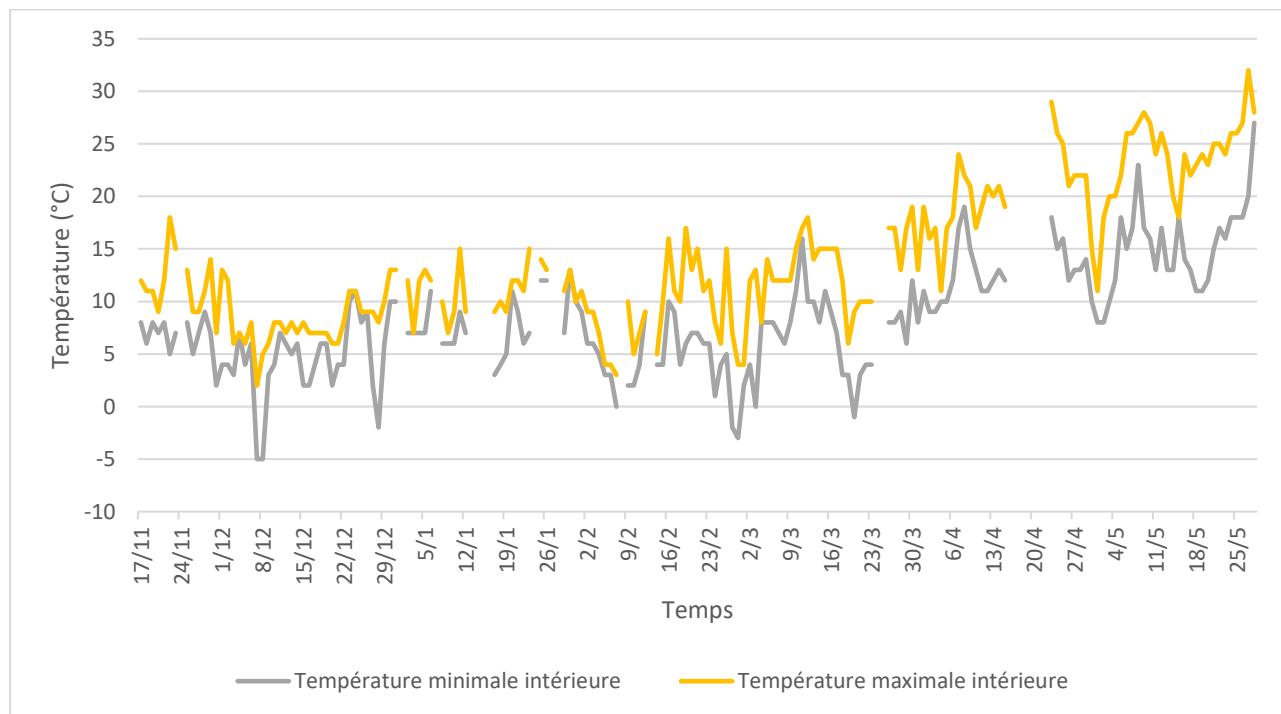
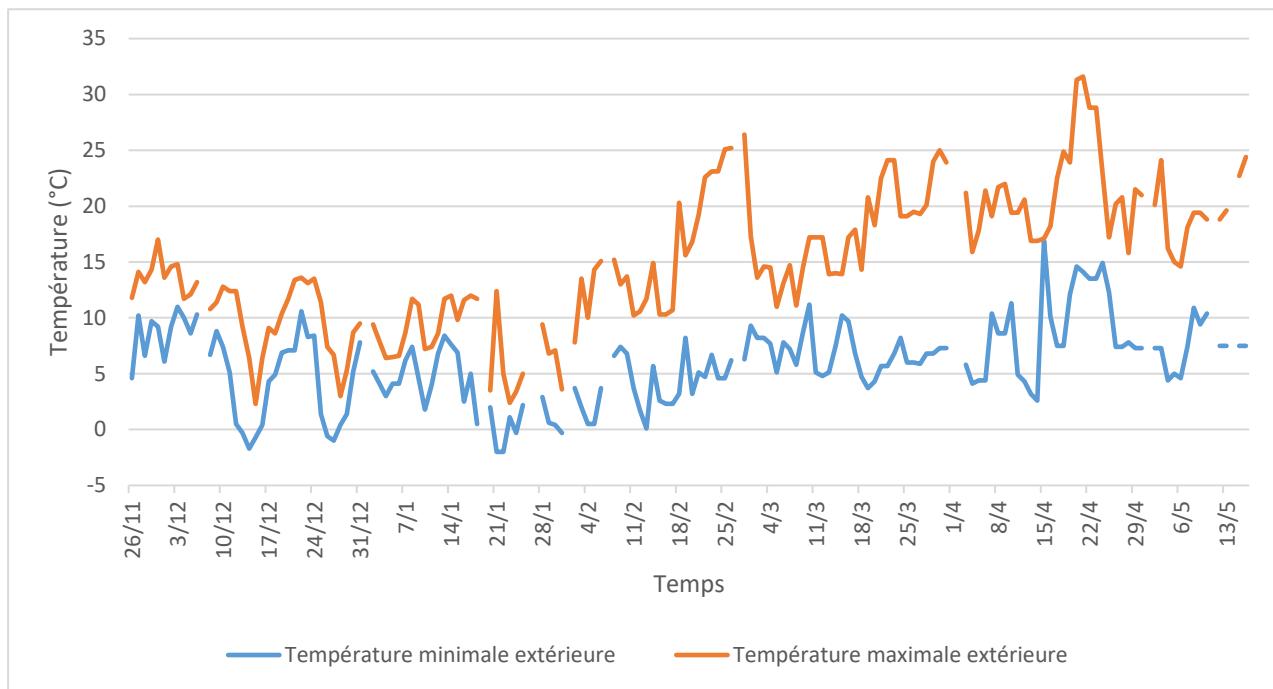


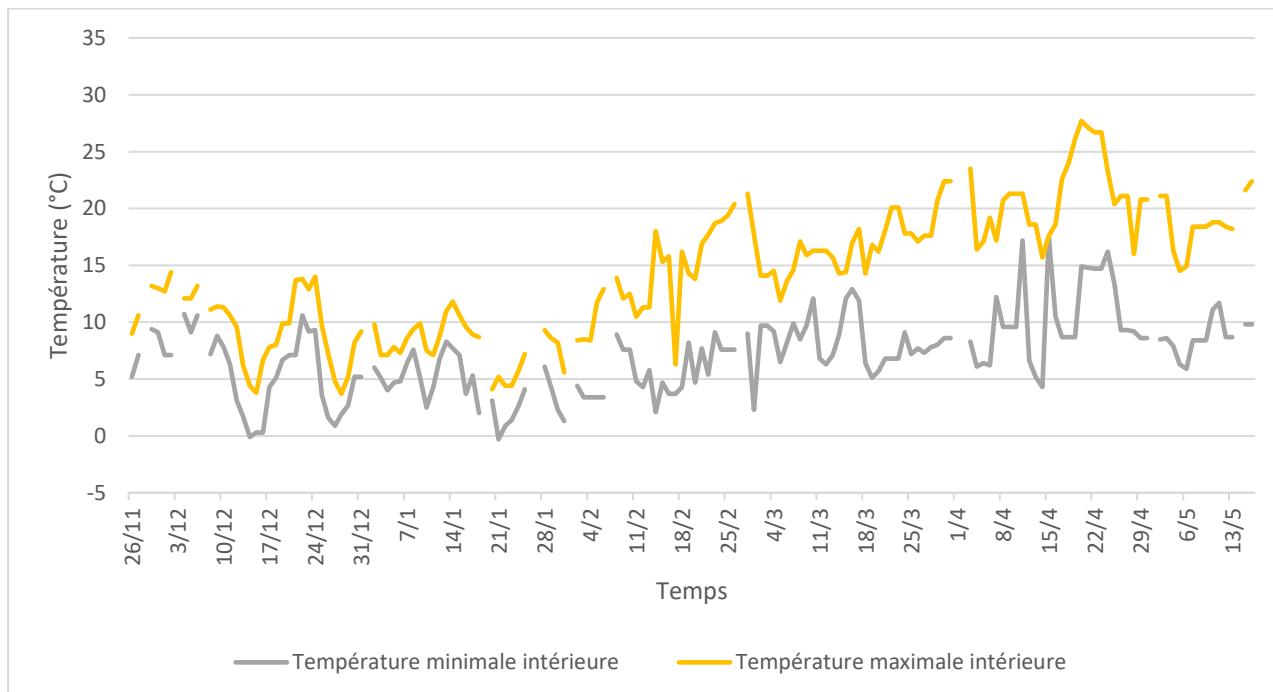
Figure 35 : Relevé des températures minimales et maximales dans la pièce contenant les clapiers/cages (intérieure) et à l'extérieur de cette pièce au cours de la saison 2018 - 2019.

A : intérieur B : extérieur.

A



B



Le premier hiver s'est avéré globalement plus froid que le second, ce qui est vérifié à la fois par les températures minimales, maximales enregistrées ainsi que par le cumul du nombre de jours avec des minima négatifs (≤ 0 °C) ou des maxima supérieurs ou égaux à 12 °C, à la fois en intérieur et en extérieur (Tableau 18). On constate que globalement les valeurs de températures extrêmes étaient effectivement écrêtées dans le local et que les amplitudes thermiques y étaient moindres. Cependant davantage de jours présentaient une température supérieure à 12 °C en intérieur par rapport à l'extérieur le premier hiver, ce qui - associé au nombre de jours où la température était inférieure ou égale à 0 °C - indique que la température était généralement plus chaude en intérieur cet hiver-là.

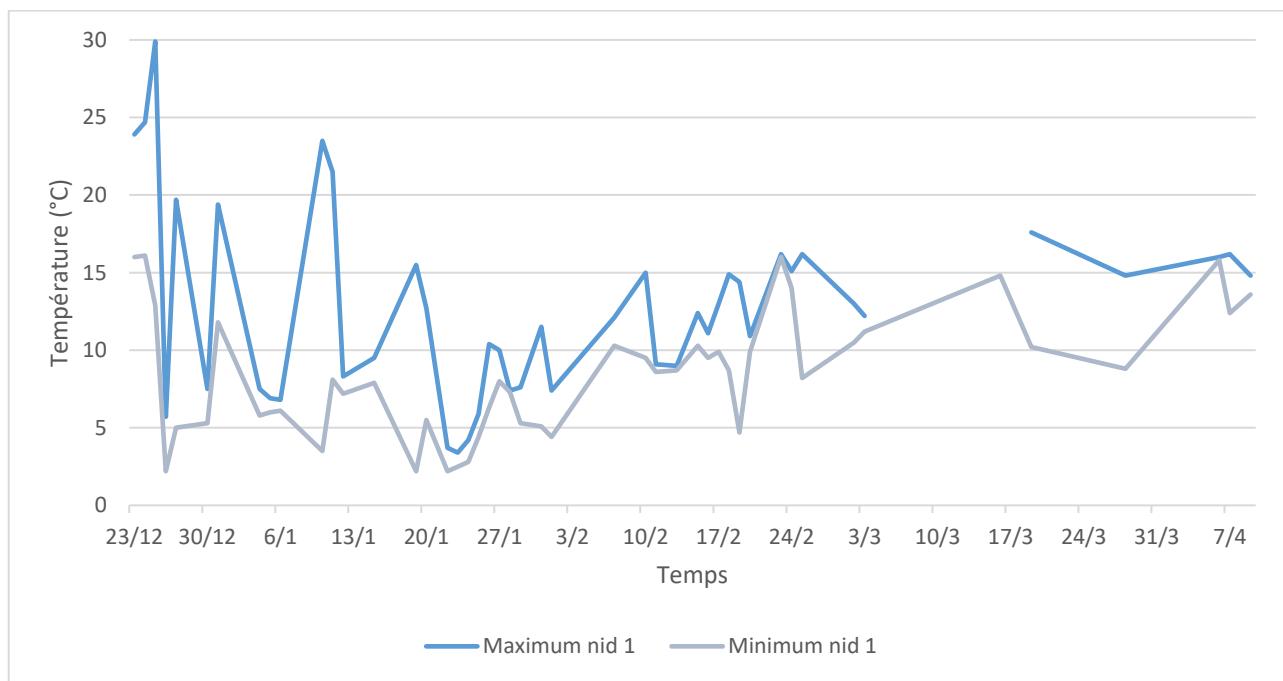
Tableau 18 : Comparaisons de valeurs indicatives des températures intérieures et extérieures des deux saisons d'hibernation, comprises jusqu'au 31 mars de chaque saison.

	Hiver 1	Hiver 2
Température minimale intérieure (°C)	-5	-0,3
Température minimale extérieure (°C)	-7	-2,0
Température maximale intérieure (°C)	19	22,4
Température maximale extérieure (°C)	21	26,4
Amplitude minimale intérieure	0	1,0
Amplitude minimale extérieure	0	1,3
Amplitude maximale intérieure	13	15,9
Amplitude maximale extérieure	15	20,5
Nombre de jours ≤ 0 °C en intérieur	8 / 135	2 / 126
Nombre de jours ≤ 0 °C en extérieur	26 / 135	9 / 126
Nombre de jours ≥ 12 °C en intérieur	49 / 135	58 / 126
Nombre de jours ≥ 12 °C en extérieur	32 / 135	65 / 126

Les températures ont été mesurées de façon irrégulière dans deux nids (Figure 36). On observe des pics de température, notamment des températures maximales, tout au long de la saison d'hibernation. Nous avons alors mis cette courbe en parallèle de l'activité des hérissons (Figure 37). Les pics peuvent coïncider avec ces jours d'activité mais ce n'est pas toujours le cas.

Figure 36 : Relevé des températures minimales et maximales dans les nids des emplacements 1 (A) et 11 (B).

A

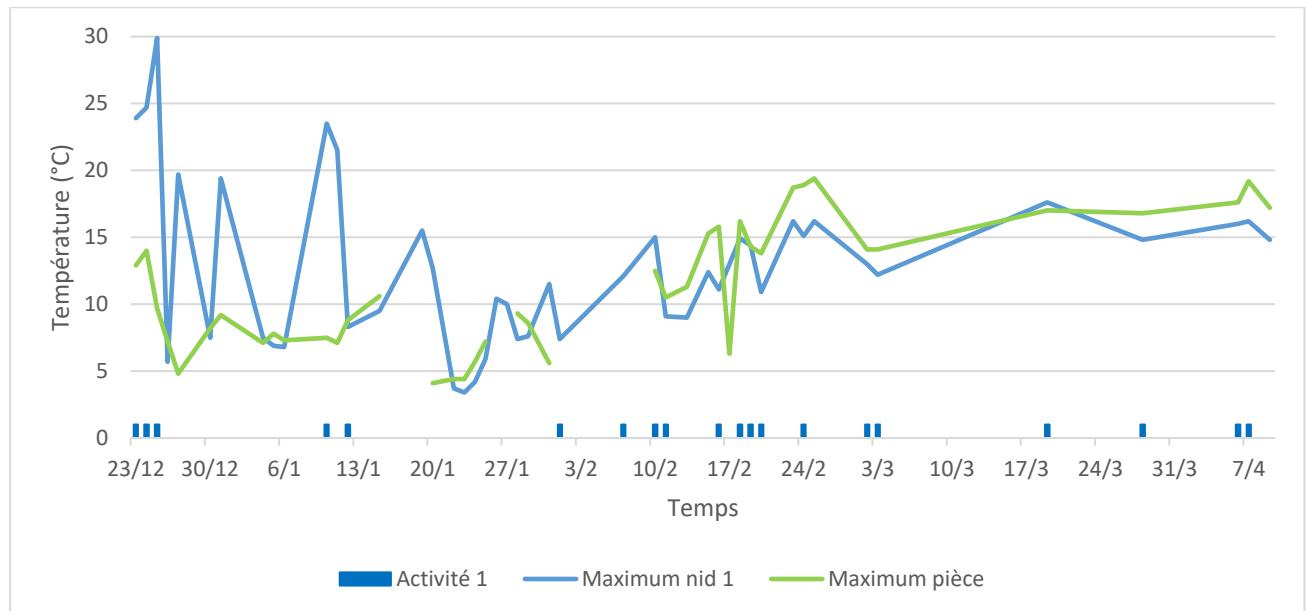


B

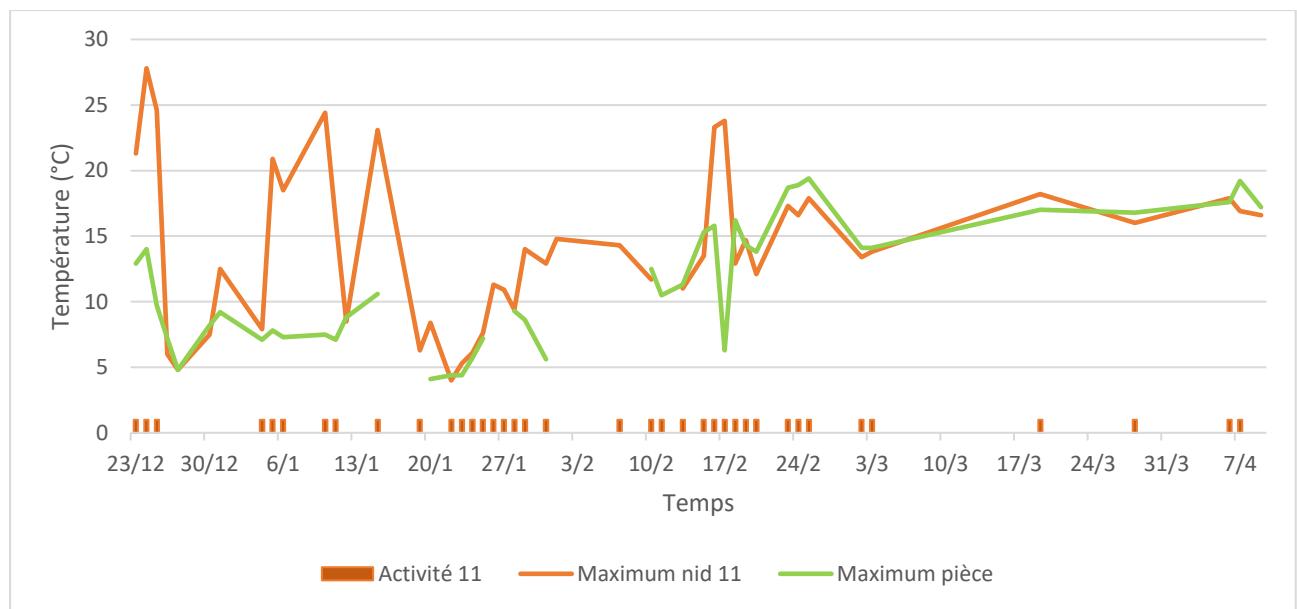


Figure 37 : Relevé des températures maximales de la pièce et relevées dans les nids aux emplacements 1 (A) et 11 (B) mis en parallèle avec l'activité observée chez les hérissons concernés (une barre d'histogramme correspondant à un jour où le hérisson est actif).

A



B



Le Tableau 19 montre que les températures extrêmes sont plus élevées dans les nids que dans la pièce. Etonnamment, certains relevés dans les nids étaient inférieurs aux températures minimales ambiantes, entraînant des différences minimales négatives. Le nombre de jours où la température des nids était supérieure d'un ou deux degré(s) à la température de la pièce (indiquant possiblement un jour d'activité) sont moins nombreux que les jours d'activités détectés par notre méthode et visibles sur la Figure 37.

Tableau 19 : Comparaison de valeurs indicatives des températures dans les nids des emplacements 1 et 11 au cours de la deuxième saison d'hibernation.

	Clapier 1	Cage 11
Température minimale du nid (température minimale de la pièce le même jour) (°C)	2,2 (1,6 et 0,9)	2,4 (0,9)
Température maximale du nid (température maximale de la pièce) (°C)	29,9 (9,7)	27,8 (14)
Amplitude minimale dans le nid	0,1	0,1
Amplitude maximale dans le nid	20,0	20,3
Différence minimale entre maxima nid-pièce	-6,5	-4,7
Différence maximale entre maxima nid-pièce	20,2	17,5
Nombre de jours avec une différence entre maxima nid-pièce ≥ 2 °C (1 °C)	14 (14)	17 (18)

Il y a également eu cinq relevés de température dans les clapiers/cages associés aux nids (Tableau 20). Ces relevés présentaient une amplitude thermique réduite par rapport à celle enregistrée dans le local. Températures et amplitudes quotidiennes du nid et de la cage correspondante étaient assez proches à l'emplacement 11, alors que dans le nid de l'emplacement 1 les amplitudes étaient plus importantes qu'au niveau du clapier abritant ce dernier (températures minimales plus faibles notamment). Aucun lien évident n'a pu être établi entre ces éléments et le niveau d'activité des hérissons.

Tableau 20 : Relevé des températures minimales et maximales ambiantes (°C), dans deux nids et dans les cage ou clapier les contenant au cours de la seconde saison d'hibernation.

L'amplitude quotidienne est notée entre parenthèse. Les valeurs maximales dans les clapier/cage et nids étaient manquantes le 16/03. + : activité ; - : absence d'activité.

Date	25/2	2/3	3/3	16/3	7/4
Pièce	7,6 - 19,4 (11,8)	9,7 - 14,1 (4,4)	9,7 - 14,1 (4,4)	12,9 - 17,0 (4,1)	12,2 - 17,2 (5,0)
Clapier 1	9,5 - 13,4 (3,9)	11,8 - 13,5 (1,7)	13,2 - 13,5 (0,3)	13,9 -	13,4 - 16,9 (3,5)
Nid 1	8,2 - 16,2 (8,0)	10,5 - 13,0 (2,5)	11,2 - 12,2 (1,0)	14,8 -	12,4 - 16,2 (3,8)
Activité 1	-	+	+	-	+
Cage 11	9,1 - 16,3 (7,2)	13,2 - 13,3 (0,1)	13,8 - 13,9 (0,1)	17 -	13,0 - 17,6 (4,6)
Nid 11	9,4 - 17,9 (8,5)	13,3 - 13,4 (0,1)	13,6 - 13,8 (0,2)	16,2 -	12,2 - 16,9 (4,7)
Activité 11	+	+	+	-	+

d. Mortalité et autres sorties du suivi d'hibernation

Les hérissons pouvaient sortir du suivi d'hibernation pour trois causes : mort, ré-hospitalisation ou fugue (Tableau 21).

Tableau 21 : Nombre de hérissons sortis du suivi d'hibernation, classés par cause et saison d'hibernation, sur 96 individus le premier hiver et 92 le second.

Hiver	Nombre de morts	Nombre de fugues	Nombre d'hospitalisation (dont retour en hibernation)
1	5	13	11 (1)
2	2	6	16 (7)

Trois des individus morts au cours de la première saison d'hibernation avaient des lésions du système respiratoire inférieur à l'autopsie et deux présentaient des lésions hépatiques (Tableau 22). Les trois premiers individus manifestaient également des symptômes respiratoires à leur examen clinique d'entrée au centre de soins. Les deux autres n'avaient exprimé aucune anomalie systémique détectée au cours de cet examen. Tous ces animaux avaient perdu du poids mais dans des proportions différentes allant de 8 à 31 %. Les températures dans les jours précédant la mort semblaient également relativement variables, entre -2 et 10 °C.

Tableau 22 : Résumé des caractéristiques pouvant être à l'origine de la mortalité chez les hérissons morts au cours du premier hiver.

	17/4422 (30/12)	17/4642 (27/12)	17/4648 (28/12)	17/4814 (21/01)	17/4851 (11/01)
Autopsie	Foie stéatosé, pneumonie interstitielle, oreille gauche dilatée, estomac et duodénum distendus par un contenu aérique	Péritonite fibrineuse séro-hémorragique, abcès pulmonaires et hépatiques multiples (associés à une pneumonie interstitielle et une hépatomégalie)	Pleurésie et pyothorax associés à une épistaxis et la présence de sang et de pus dans la trachée	-	-
Diagnostic d'entrée	Maigre, difficultés respiratoires	Abcès facial, suspicion de nématodose	Suspicion de nématodose	Déshydratation et ectoparasites	Ectoparasites
Perte de poids	- 31 % (passage de 1180 à 815 g)	- 10 % en un mois (690 g à sa mort).	- 8 % de son poids en deux jours (1036 g à sa mort)	- 9 % (passage de 659 g à 592 g 16 jours après et 602 g un mois après, jour de sa mort)	- 26 % (615 g à son entrée en clapier, 603 g trois jours après et 458 g un mois après)
Profil d'hibernation	Deux semaines précédant sa mort : a hiberné pendant une semaine puis est resté réveillé une semaine	A hiberné pendant 10 jours puis est resté réveillé pendant 11 jours avant d'hiberner à nouveau quatre jours	Durant les 25 jours précédant sa mort : a hiberné 6 jours d'affilée puis 3 jours puis environ un jour sur deux pendant une semaine	A hiberné plus de trois semaines (seulement un jour de réveil trois jours avant sa mort) ; avait seulement hiberné un jour le mois précédent	A hiberné pendant 4 semaines sans interruption avant sa mort
Température ambiante minimale	Entre 2 °C et 6 °C sauf la veille de sa mort (- 2 °C)	Environ 10 °C sauf le jour de sa mort et une semaine avant (2 °C)	Environ 10 °C sauf le jour de sa mort et une semaine avant (2 °C)	Supérieure à 6 °C les trois semaines précédant sa mort	Début d'hibernation : 0 °C (une mesure à - 2 °C) ; supérieure à 6 °C les dix jours avant la mort.

Le deuxième hiver, un hérisson est mort en hibernation (le 9/02/2019) et un second une semaine après sa ré-hospitalisation (le 11/01/2019). Le premier avait commencé par prendre du poids, passant de 625 à 691 g en deux mois avant de perdre 7 g dans les onze jours précédant la mort. Il hibernait davantage les trois dernières semaines avec seulement cinq réveils, regroupés la dernière semaine. La semaine précédant sa mort, la température ambiante minimale était comprise entre 1,3 et 4,5 °C. L'autre hérisson avait été ré-hospitalisé pour diarrhée, cachexie et déshydratation. Il n'a été en torpeur que quelques jours. Il mangeait généralement la moitié à la totalité de sa ration (les hérissons qui s'alimentaient consommaient généralement la totalité de leur ration). Cependant son poids est passé de 599 g à 360 g en un peu moins d'un mois. La température ambiante minimale était comprise entre 1 et 5 °C.

Les animaux qui étaient replacés en hospitalisation au cours de la première saison d'hibernation l'étaient uniquement pour des pertes de poids. Au cours de la seconde saison, une partie des hérissons hospitalisés ont ensuite pu être réaffectés en secteur « hibernation ». Ceux-ci avaient également été réhospitalisés pour des pertes de poids alors que ceux qui n'ont pas été replacés en hibernation souffraient d'affections variées : obésité (deux individus), lésions cutanées (deux individus) ou fèces anormales (un individu). De la toux a parfois été rapportée le deuxième hiver chez certains individus mais n'a pas conduit à une hospitalisation en l'absence de récidive.

B. Caractéristiques environnementales et hibernation

Pour les tableaux synthétisant les tests statistiques ci-dessous, les résultats significatifs sont inscrits en noir et gras, et les non significatifs en gris.

a. Influence de la température sur l'hibernation

Dans l'échantillon en hibernation, les températures ambiantes, (minimale, maximale ou moyenne de ces deux valeurs), étaient significativement corrélées négativement au nombre de hérissons en torpeur (Tableau 23).

Tableau 23 : Résultats de la corrélation de Spearman entre le nombre de hérissons en torpeur et la température ambiante (°C) chaque jour, en hibernation. Hiver 1 : 21 hérissons, hiver 2 : 28 hérissons.

	Température minimale		Température maximale		Température « moyenne »	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
Hiver 1	-0,60	3×10^{-12}	-0,55	4×10^{-10}	-0,60	2×10^{-12}
Hiver 2	-0,53	2×10^{-6}	-0,77	6×10^{-15}	-0,74	2×10^{-13}

L'influence de la température ambiante semble être assez importante avec en moyenne 5 % de hérissons en torpeur supplémentaires, pour une diminution d'un degré de la température ambiante moyenne (Figure 38 et Figure 39).

Figure 38 : Nombre de hérissons en torpeur parmi 21 individus, selon la température ambiante moyenne, au cours de la première saison d'hibernation. Un point représente un couple température-nombre de hérisson en torpeur, mesuré sur une journée.

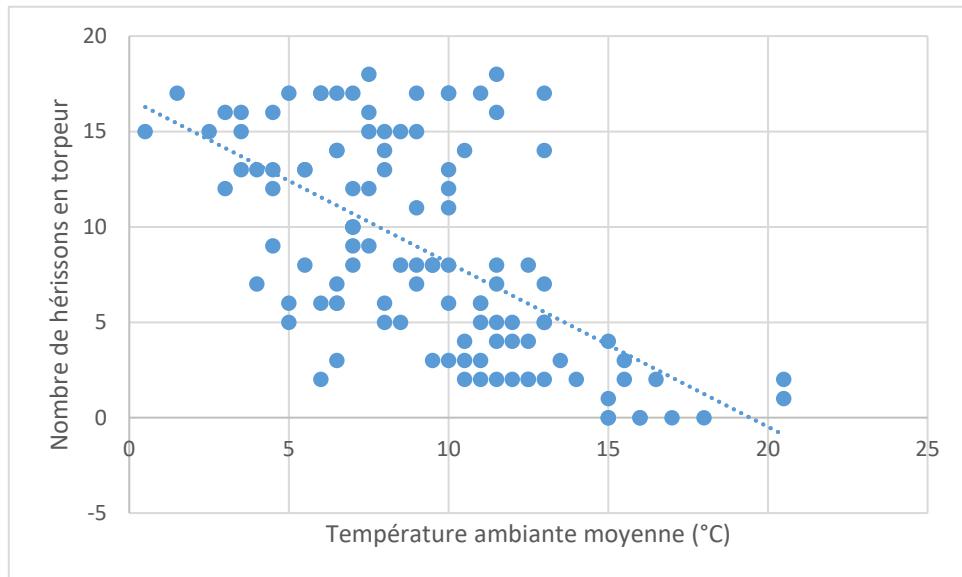
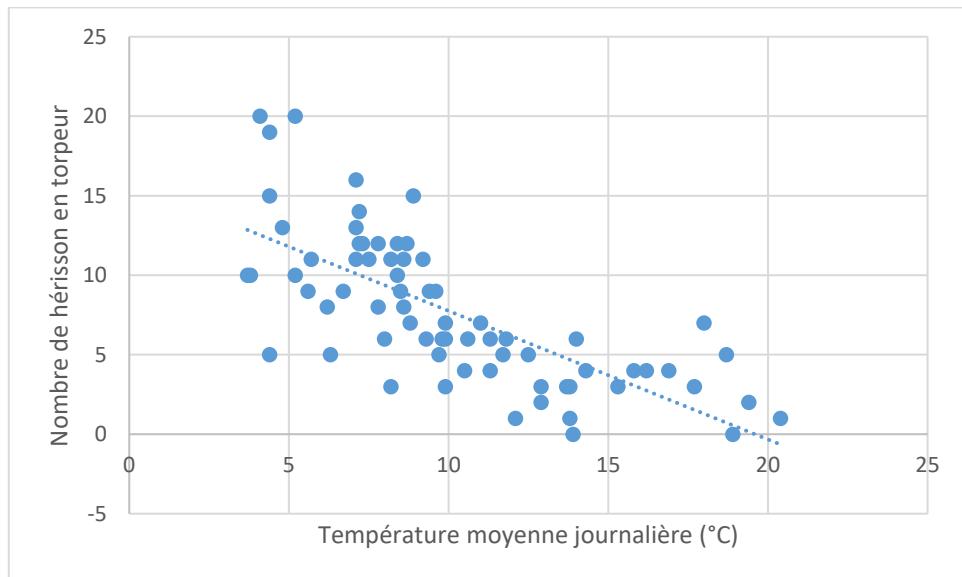


Figure 39 : Nombre de hérissons en torpeur parmi 28 individus, selon la température ambiante moyenne au cours de la seconde saison d'hibernation. Un point représente un couple température-nombre de hérisson en torpeur, mesuré sur une journée.



b. Influence de la variation des températures ambiantes sur l'hibernation

Sur la période d'hibernation définie pour l'étude de la température, portant sur les mêmes individus, nous avons calculé la différence entre les températures ambiantes (minimales, maximales et moyennes) du jour et de la veille (température de la veille soustraite à la température du jour), pour évaluer l'impact des variations brutales de températures. Aucune corrélation significative entre les

variations de températures et le nombre de hérisson en torpeur n'a été relevée, que cette variation soit exprimée telle quelle ou en valeur absolue (Tableau 24).

Tableau 24 : Résultats de la corrélation de Spearman entre le nombre de hérissons en torpeur et les variations de température ambiante (température du jour moins température de la veille) (°C). Hiver 1 : 21 hérissons, hiver 2 : 28.

		Variation de la température minimale	Variation de la température maximale	Variation de la température « moyenne »	
		Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
Hiver 1	Différence en valeur absolue	0,06	0,53	0,07	0,48
	Différence	-0,03	0,75	-0,04	0,68
Hiver 2	Différence en valeur absolue	-0,04	0,74	0,01	0,95
	Différence	0,06	0,64	-0,11	0,38

c. Influence de la quantité d'aliment distribuée initialement sur l'hibernation

Pour cette analyse statistique, nous avons comparé le nombre de jours de torpeur au cours d'une même semaine chez deux groupes de hérissons, l'un ayant commencé la saison d'hibernation en recevant 30 g de croquettes chaque jour (68 hérissons) et l'autre 50 g (15 hérissons). Depuis dix jours, les hérissons approvisionnés initialement avec 30 g de croquettes recevaient également 50 g par jour. Le test exact de Fischer a montré une différence significative (degré de signification $p = 0,01$) du nombre de jours de torpeur par hérisson : les individus recevant initialement 30 g de croquettes hibernaient davantage que les autres.

d. Influence de la quantité d'aliment reçue sur l'hibernation

L'effet de la quantité d'aliment reçue par hérisson a été étudiée en comparant les torpeurs évaluées sur un groupe de 33 hérissons sur deux périodes de cinq jours, soit avant et après augmentation de la quantité distribuée. Les températures ambiantes relevées au cours de ces deux périodes étaient comparables. Un test du Chi2 n'a pas montré de différence significative entre le pourcentage de torpeur des hérissons après changement alimentaire parmi les individus en torpeur avant changement (23 %) et celui des individus en torpeur après changement parmi les individus réveillés avant changement (14 % ; degré de signification 0,11). Il pourrait s'agir d'un manque de puissance statistique.

e. Influence de la pesée sur l'hibernation

Le deuxième hiver a été instaurée une pesée hebdomadaire systématique sans lien avec l'état de torpeur du hérisson. Un test de Student pour série appariée a été réalisé, comparant l'état de torpeur moyen des hérissons la veille et le lendemain des pesées. Ce test a été effectué également le troisième hiver. Le deuxième hiver le taux de torpeur moyen était inférieur de 25 % après pesée, passant de 46 à 21 % (degré de signification $p = 4 \cdot 10^{-7}$, avec 66 individus) et de 34 % le troisième hiver, passant de 61 à 27 % (degré de signification $p = 5 \cdot 10^{-4}$, avec 31 individus).

f. Influence de la localisation du hérisson dans la pièce

Les moyennes ou médianes des différents paramètres étudiés n'étaient pas significativement différentes selon le groupe de clapiers ou de cages où ils avaient été placés (Tableau 25). Aucun effet de leur localisation précise dans la pièce n'a donc été constaté.

Tableau 25 : Résultats des tests statistiques, ANOVA pour le taux de torpeur et Kruskal-Wallis pour les autres paramètres étudiés en fonction du groupe de clapiers ou cages et les paramètres d'hibernation. Il y avait respectivement 11, 14, 9, 6, 9 et 4 individus dans les groupes numérotés de 1 à 6, sauf pour le paramètre « date de sortie » (respectivement 9, 14, 8, 6, 8 et 5 individus).

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Moyennes	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification
1	1 : 0,59 2 : 0,49 3 : 0,51 4 : 0,52 5 : 0,66 6 : 0,51	0,48	1 : 108 2 : 89 3 : 82 4 : 82,5 5 : 72 6 : 85,5	0,69	1 : 5 2 : 5,5 3 : 6 4 : 4,75 5 : 5,5 6 : 4,75	0,69

Hiver	Médiane des phases de torpeur		Médiane des phases de réveil	
	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification
1	1 : 2 2 : 2 3 : 3 4 : 2 5 : 3 6 : 2	0,49	1 : 2 2 : 2,25 3 : 3 4 : 2,25 5 : 2 6 : 2	0,71

Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes	Degré de signification
1	1 : 4 2 : 3,9 3 : 4 4 : 4 5 : 5,25 6 : 3,6	0,70	1 : 3,5 2 : 4,75 3 : 3,75 4 : 4,25 5 : 3 6 : 5	0,23	1 : 20/03 2 : 22/03 3 : 24/03 4 : 29/03 5 : 24/03 6 : 21/03	0,54

C. Caractéristiques individuelles préalables à l'hibernation et paramètres de l'hibernation

a. Influence du sexe sur les paramètres de l'hibernation

Malgré des différences globalement non significatives entre les résultats obtenus pour les deux sexes, une tendance semble se dégager sur la base de deux résultats significatifs obtenus le premier hiver (Tableau 28) : les femelles auraient un taux de torpeur plus important se manifestant par des phases de réveil plus courtes que les mâles (et éventuellement des phases de torpeur plus longues).

Tableau 26 : Résultats des tests de Student pour les taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie et de Mann-Whitney pour les autres paramètres, en fonction du sexe (M pour mâle et F pour femelle) des individus. Hiver 1 : 41 femelles et 37 mâles, Hiver 2 : 33 femelles et 28 mâles ; sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 32 femelles et 28 mâles le premier hiver et 29 femelles et 26 mâles le deuxième.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Moyennes	Degré de signification	Moyennes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification
1	F : 0,64 M : 0,52	0,02	F : 69 M : 77	0,29	F : 4,5 M : 5	0,36
	F : 0,42 M : 0,41	0,85	F : 55 M : 57	0,79	F : 4,5 M : 5	0,87
	F : 0,54 M : 0,47	0,08	F : 63 M : 68	0,31	F : 4,5 M : 5	0,48

Hiver	Médiane des phases de torpeur		Médiane des phases de réveil	
	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification
1	F : 3 M : 2	0,70	F : 2 M : 2	0,10
	F : 1,5 M : 1,5	0,93	F : 2,5 M : 2,25	0,92
	F : 2 M : 2	0,80	F : 2 M : 2	0,28

Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes	Degré de signification
1	F : 4,25 M : 4	0,14	F : 2,75 M : 3,75	0,11	F : 21/03 M : 23/3	0,50
	F : 2 M : 2,1	0,52	F : 4,5 M : 4,6	0,82	F : 19/02 M : 19/02	0,42
	F : 3,1 M : 3	0,48	F : 3,6 M : 4	0,33	-	-

b. Influence de l'âge sur les paramètres de l'hibernation

Lors du premier hiver, la moyenne de la durée d'hibernation était significativement supérieure ($p = 0,02$) chez les adultes par rapport à celle enregistrée chez les juvéniles (Tableau 29). Cela n'est pas le cas pour le deuxième hiver. Malgré une absence de différence significative, les phases de réveils semblent légèrement plus longues chez les adultes que chez les juvéniles.

Tableau 27 : Résultats des tests de Student pour les taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie et de Mann-Whitney pour les autres paramètres, en fonction du statut adulte (A) ou juvénile (J) des individus. Hiver 1 : 23 adultes et 57 juvéniles, hiver 2 : 10 adultes et 55 juvéniles, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 19 adultes et 42 juvéniles le premier hiver et 9 adultes et 48 juvéniles le second.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Moyennes	Degré de signification	Moyennes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification
1	A : 0,55 J : 0,60	0,33	A : 85 J : 67	0,02	A : 5 J : 5	0,75
	A : 0,45 J : 0,40	0,49	A : 50 J : 57	0,43	A : 4,75 J : 5	0,40
	A : 0,52 J : 0,50	0,73	A : 74 J : 62	0,06	A : 5 J : 5	0,91
Hiver	Médiane des phases de torpeur			Médiane des phases de réveil		
	Médianes (j)	Degré de signification		Médianes (j)	Degré de signification	
1	A : 3 J : 2	0,35		A : 2 J : 2	0,58	
	A : 1 J : 1,5	0,37		A : 2,25 J : 2,5	0,44	
2	A : 2,5 J : 2	0,26		A : 2 J : 2	0,61	
Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes	Degré de signification
1	A : 4 J : 4	0,83	A : 3,75 J : 3	0,06	A : 22/03 J : 22/03	0,82
	A : 2,1 J : 2	0,77	A : 3,9 J : 4,25	0,67	A : 19/02 J : 21/02	0,36
2	A : 4 J : 3	0,15	A : 3,75 J : 3,75	0,51	-	
1&2						

La comparaison des résultats des individus sevrés *versus* non sevrés à l'arrivée au centre, ne donne aucune différence significative (Tableau 28). Le taux de torpeur semble en moyenne légèrement plus faible chez les juvéniles sevrés, et leur durée d'hibernation moyenne plus élevée mais uniquement lors de la première saison d'hibernation. Les juvéniles sevrés semblent avoir des phases de réveil plus longues et des phases de torpeur plus courtes.

Tableau 28 : Résultats des tests de Student pour les taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie et de Mann-Whitney pour les autres paramètres, en fonction du statut juvénile sevré (S) ou non sevré (NS) des individus à l'entrée au centre de soins. Hiver 1 : 36 juvéniles sevrés et 21 non sevrés, hiver 2 : 26 juvéniles sevrés et 29 non sevrés sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 29 juvéniles sevrés et 13 non sevrés le premier hiver, 21 sevrés et 27 non sevrés le deuxième hiver.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Moyennes	Degré de signification	Moyennes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification
1	S : 0,57 NS : 0,66	0,19	S : 72 NS : 60	0,18	S : 5 NS : 5	0,86
	S : 0,39 NS : 0,40	0,80	S : 53 NS : 61	0,27	S : 5 NS : 4,75	0,61
	S : 0,51 NS : 0,50	0,74	S : 64 NS : 61	0,61	S : 5,25 NS : 4,5	0,73
Hiver	Médiane des phases de torpeur			Médiane des phases de réveil		
	Médianes (j)		Degré de signification	Médianes (j)		Degré de signification
1	S : 2 NS : 3		0,20	S : 2 NS : 2		0,35
	S : 1,5 NS : 1,5		0,50	S : 2,75 NS : 2		0,46
2	S : 2 NS : 2		0,57	S : 2 NS : 2		0,46
Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Médianes (j)		Médianes (j)		Médianes	
1	S : 4 NS : 4		S : 3 NS : 2		S : 22/03 NS : 24/03	
	S : 2 NS : 2,25		S : 4,25 NS : 4,25		S : 19/02 NS : 21/02	
2	S : 3 NS : 3		S : 3,9 NS : 3,8		0,07 0,91 0,47	
1&2					-	

c. Influence de l'état de santé avant hibernation sur les paramètres de l'hibernation

L'état de santé des animaux avant hibernation ne semble pas avoir d'effet sur les différents paramètres de l'hibernation testés (Tableau 29).

Tableau 29 : Résultats de la corrélation de Spearman entre le score de santé avant hibernation et les différents paramètres d'hibernation. Hiver 1 : 80 hérissons, hiver 2 : 65, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 61 hérissons le premier hiver et 57 le second.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,03	0,77	0,17	0,14	0,04	0,72
2	-0,07	0,55	-0,15	0,24	0,15	0,24
1&2	-0,04	0,61	0,00	0,99	0,10	0,25

Hiver	Médiane des phases de torpeur		Médiane des phases de réveil	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,08	0,50	-0,02	0,87
2	-0,05	0,69	0,20	0,12
1&2	-0,03	0,76	0,10	0,24

Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,19	0,10	-0,06	0,62	-0,14	0,29
2	-0,07	0,60	0,15	0,23	-0,12	0,39
1&2	0,03	0,71	0,05	0,57		-

d. Influence de l'état de santé au cours de l'hibernation sur les paramètres de l'hibernation

Pour pallier le manque de précision de notre score de santé pendant l'hibernation, les individus ont été divisés en deux groupes : les individus en « bonne santé » (regroupant les scores « 0 » et « 1 ») et ceux en « mauvaise santé » (cumul des scores « -2 » et « -3 »). Les morts ont été exclus de l'étude des durées d'hibernation puisque leur trépas a entraîné un raccourcissement marqué des durées d'hibernation de leur groupe. Les effectifs étant davantage réduits pour l'analyse de la date de sortie (exclusion des individus échappés, hospitalisés ou morts), très peu d'individus (un à quatre selon les hivers) auraient été dans la catégorie « mauvaise santé ». Nous avons donc réalisé une corrélation.

Parmi les hérissons du premier hiver, la moyenne du taux de torpeur était significativement plus haute chez les individus en « mauvaise santé ». La médiane des troisièmes quartiles individuels des durées des phases de torpeur était également significativement plus élevée chez les individus du même groupe le premier hiver. Enfin, le premier hiver, la date de sortie était significativement corrélée au score de santé, avec les individus en mauvaise santé sortant plus précocement d'hibernation (Tableau 30).

Tableau 30 : Résultats des tests de Student concernant les taux de torpeur et la durée d'hibernation et Mann-Whitney pour les autres paramètres, et la bonne (B) ou mauvaise (M) santé des individus. Hiver 1 : 69 hérissons en bonne santé et 9 en mauvaise santé (5 pour la durée d'hibernation), hiver 2 : 50 en bonne santé et 7 en mauvaise santé (5 pour la durée d'hibernation). Corrélation de Spearman pour le paramètre « date de sortie » avec 61 hérissons le premier hiver et 57 le second.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation (morts exclus)		Durée médiane du cycle	
	Moyennes	Degré de corrélation	Moyennes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification
1	B : 0,58 M : 0,75	0,03	B : 77 M : 53	0,10	B : 5 M : 5	0,75
2	B : 0,38 M : 0,38	0,98	B : 52 M : 63	0,25	B : 5 M : 4	0,53
1&2	B : 0,58 M : 0,49	0,14	B : 64 M : 67	0,82	B : 5 M : 4	0,80

Hiver	Médiane des phases de torpeur		Médiane des phases de réveil	
	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification
1	B : 3 M : 3	0,15	B : 2 M : 1	0,07
2	B : 1,5 M : 1	0,15	B : 2,8 M : 2	0,87
1&2	B : 2 M : 2	0,81	B : 2 M : 2	0,30

Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Médianes (j)	Degré de signification	Médianes (j)	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	B : 4 M : 11	0,04	B : 3,5 M : 1,5	0,20	0,33	0,01
2	B : 2 M : 2,5	0,88	B : 4,5 M : 5	0,65	-0,12	0,35
1&2	B : 3 M : 4,4	0,15	B : 3,6 M : 3,8	0,67	-	-

Les deux scores de santé établis respectivement avant et au cours de l'hibernation, n'étaient pas significativement corrélés (Tableau 31).

Tableau 31 : Résultats de corrélation de Spearman entre les deux types de score de santé, à l'entrée en centre de soins et au cours de l'hibernation. Hiver 1 : 80 hérissons, hiver 2 : 65 hérissons.

Hiver	Entre les 2 scores de santé	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,04	0,74
	-0,02	0,86
	-0,01	0,92

e. Influence du poids à l'entrée en clapier/cage sur les paramètres de l'hibernation

La durée des phases de torpeur (médianes, et troisièmes quartiles individuels) était significativement corrélée au poids à l'entrée en clapier/cage, lors des tests combinant les données des deux hivers (Tableau 32) : plus les individus étaient lourds lors de leur mise en clapier/cage, plus leurs phases de torpeur étaient courtes. Ils semblaient également présenter des cycles torpeur-réveil plus courts. Cette tendance semble présente lorsque l'étude porte spécifiquement sur le deuxième hiver mais pas sur le premier.

Tableau 32 : Résultats des tests de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur et la durée d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du poids à l'entrée en clapier. Hiver 1 : 96 hérissons, hiver 2 : 92, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 61 hérissons le premier hiver et 57 le second.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,02	0,83	-0,02	0,88	-0,01	0,47
2	-0,11	0,36	-0,07	0,57	-0,19	0,13
1&2	-0,08	0,31	-0,07	0,37	-0,14	0,09

Hiver	Médiane des phases de torpeur		Médiane des phases de réveil	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	-0,02	0,83	-0,11	0,35
2	-0,16	0,19	-0,14	0,27
1&2	-0,21	0,01	-0,02	0,83

Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	-0,001	0,93	0,004	0,97	0,02	0,85
2	-0,2	0,09	-0,10	0,45	0,09	0,49
1&2	-0,22	0,01	0,07	0,41	-	-

f. Influence du poids en début d'hibernation sur les paramètres de l'hibernation

Le poids à l'entrée en hibernation était significativement corrélé à la durée d'hibernation, lorsque les données concernant les deux hivers étaient combinées : les individus les plus lourds hibernaient moins longtemps (même tendance le premier hiver mais sans résultat significatif). De plus, il était également corrélé à la durée des phases de torpeur (médiane et troisième quartile individuels) en combinant les deux hivers, les individus les plus lourds présentant des phases de torpeur plus courtes (même tendance le deuxième hiver mais sans résultat significatif). Enfin, les individus débutant leur hibernation avec un poids plus élevé semblaient sortir plus tard d'hibernation au cours du deuxième hiver (Tableau 33).

Tableau 33 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur et la durée d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du poids des hérissons à leur entrée en hibernation. Hiver 1 : 83 individus, hiver 2 : 87 le second sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 56 hérissons chaque hiver.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,001	0,95	-0,22	0,07	-0,05	0,72
2	-0,11	0,41	-0,90	0,50	-0,07	0,61
1&2	-0,08	0,40	-0,19	0,03	-0,08	0,40

Hiver	Médiane des phases de torpeur		Médiane des phases de réveil	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	-0,79	0,53	-0,12	0,33
2	-0,24	0,07	0,002	0,99
1&2	-0,20	0,02	-0,05	0,58

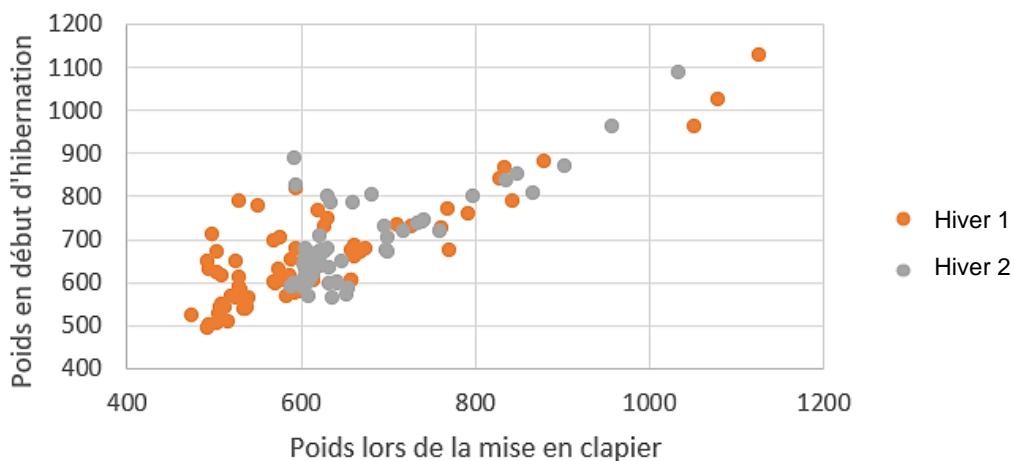
Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	-0,09	0,29	0,02	0,88	0,07	0,58
2	-0,24	0,07	-0,01	0,94	0,21	0,11
1&2	-0,21	0,02	0,03	0,77	-	-

Les poids à l'entrée en cage ou clapier d'une part et à l'entrée en hibernation d'autre part étaient étroitement corrélés (Tableau 34). Les différences constatées entre ces deux valeurs consistent essentiellement en prises de poids, affectant notamment les individus les moins lourds (Figure 40).

Tableau 34 : Résultats des corrélations de Pearson entre les poids à l'entrée en clapier et au début de l'hivernation. Hiver 1 : 83 hérissons, hiver 2 : 87 hérissons.

Hiver	Entre poids début clapier et début hibernation	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,85	2*10⁻¹⁹
2	0,78	8*10⁻¹³
1&2	0,82	1*10⁻³¹

Figure 40 : Poids en début d'hibernation selon le poids lors de la mise en cage ou clapier.
Hiver 1 : 83 hérissons, hiver 2 : 87 hérissons.



g. Influence du score de Bunnel sur les paramètres de l'hibernation

Les paramètres de l'hibernation n'étaient pas significativement corrélés au score de Bunnel (évaluation de l'état corporel) dans notre échantillon du premier hiver (Tableau 35). Le score n'avait pas été mesuré le deuxième hiver.

Tableau 35 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du score de Bunnel des hérissons à leur entrée en hibernation, le premier hiver. Effectif de 79 hérissons.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,03	0,79	0,01	0,94	0,02	0,90

Hiver	Médiane des phases de torpeur		Médiane des phases de réveil	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	-0,01	0,91	0,03	0,80

Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,13	0,31	-0,05	0,69	0,11	0,41

h. Influence de la durée d'hospitalisation (avant transfert en secteur « hibernation ») sur les paramètres de l'hibernation

Le taux de torpeur (deuxième hiver) et la durée d'hibernation (premier hiver et deux hivers combinés) étaient significativement corrélés à la durée d'hospitalisation (Tableau 36) : le taux de torpeur était

plus important, et la durée d'hibernation plus faible, quand la durée d'hospitalisation était plus longue. La durée médiane du cycle torpeur-réveil le premier hiver et en combinant les deux hivers ainsi que la durée des phases de réveil (troisième quartile pour le deuxième hiver et les deux hivers combinés) étaient également corrélés à la durée d'hospitalisation, avec des phases de réveils et des cycles plus courts pour des durées d'hospitalisation plus grandes. La durée des phases de réveil pour la première saison d'hibernation suivait la même tendance mais sans donner de résultat significatif, probablement par manque de puissance statistique.

Tableau 36 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction de la durée d'hospitalisation des hérissons. Hiver 1 : 96 hérissons, hiver 2 : 92, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 61 hérissons le premier hiver et 57 le second.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,19	0,11	-0,26	0,04	-0,27	0,03
2	0,28	0,03	-0,11	0,43	-0,16	0,22
1&2	0,10	0,25	-0,24	0,01	-0,21	0,02

Hiver	Médiane des phases de torpeur		Médiane des phases de réveil	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	-0,13	0,29	-0,21	0,09
2	0,14	0,28	-0,20	0,13
1&2	-0,07	0,41	-0,15	0,10

Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,04	0,76	-0,24	0,06	-0,18	0,18
2	0,21	0,11	-0,26	0,050	0,16	0,22
1&2	-0,04	0,64	-0,18	0,04	-	-

Ni le poids à l'entrée en cage ou clapier, ni aucun des scores de santé (avant *versus* pendant l'hibernation) n'étaient significativement corrélés à la durée d'hospitalisation. L'hospitalisation a semblé toutefois être plus longue pour les animaux arrivant en mauvaise santé au cours de la première saison d'hibernation (Tableau 37).

Tableau 37 : Résultats des corrélations des Spearman entre la durée d'hospitalisation et le poids à l'entrée en clapier et les scores de santé. Hiver 1 : 87 individus, hiver 2 : 81.

Hiver	Entre poids à l'entrée en clapier et durée d'hospitalisation		Entre score de santé à l'entrée en centre de soins et durée d'hospitalisation		Entre score de santé pendant l'hibernation et durée d'hospitalisation	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	-0,16	0,20	-0,22	0,07	0,03	0,79
2	-0,03	0,85	0,03	0,83	-0,15	0,25
1&2	0,01	0,87	-0,08	0,40	-0,09	0,31

D. Caractéristiques individuelles associées à l'hibernation

Les figures de cette partie illustrent les variations de poids portant sur les saisons d'hibernations complètes mais les analyses statistiques excluent les poids enregistrés après la sortie d'hibernation, conformément aux définitions fournies dans la partie « Matériels et méthodes ».

a. Gain de poids selon les caractéristiques individuelle

Le poids global des hérissons a stagné voire baissé légèrement entre novembre et décembre au cours des deux hivers avant de croître progressivement, et ce de façon plus marquée lors de la deuxième saison (Figure 41 et Figure 42). Le poids individuel des hérissons a évolué de façon variable au cours du temps (Figure 43, Figure 44, Figure 45 et Tableau 38). La reprise de poids semblait plus marquée à la fin du premier hiver, correspondant approximativement aux dates de sortie d'hibernation (la médiane de ce paramètre lors de la première saison étant le 22 mars, Tableau 16). Pour le deuxième hiver, la période où la prise pondérale a été plus importante semblait coïncider avec la distribution d'une ration alimentaire accrue. Aucune différence significative (degré de signification de 0,72 avec test de Mann-Whitney) n'a été observée concernant le gain de poids total (%) quand on compare les deux premières saisons d'hibernation même si les gains apparaissent toujours plus élevés le second hiver lorsqu'on étudie les minima, maxima et médianes. Les croissances apparaissaient supérieures le second hiver également ($p = 0,10$). La non-significativité de la différence était probablement imputable à un manque de puissance statistique.

Tableau 38 : Minimum, maximum et médiane des gains de poids total (%) et quotidien (g/j) entre le début et la fin de l'hibernation de chaque individu, les deux hivers.

		Hiver 1		Hiver 2	
		Gain poids total (%)	Gain de poids quotidien (g/j)	Gain poids total (%)	Gain de poids quotidien (g/j)
Minimum	-27	-5,5		-16	-12,9
Médiane	10	1,3		12	1,9
Maximum	85	6,5		89	15

Figure 41 : Ensemble des poids mesurés chez les hérissons au cours de la première saison et courbe de tendance associée. Les pesées irrégulières et peu fréquentes n'ont pas permis un regroupement par semaine et le calcul d'écart-types.

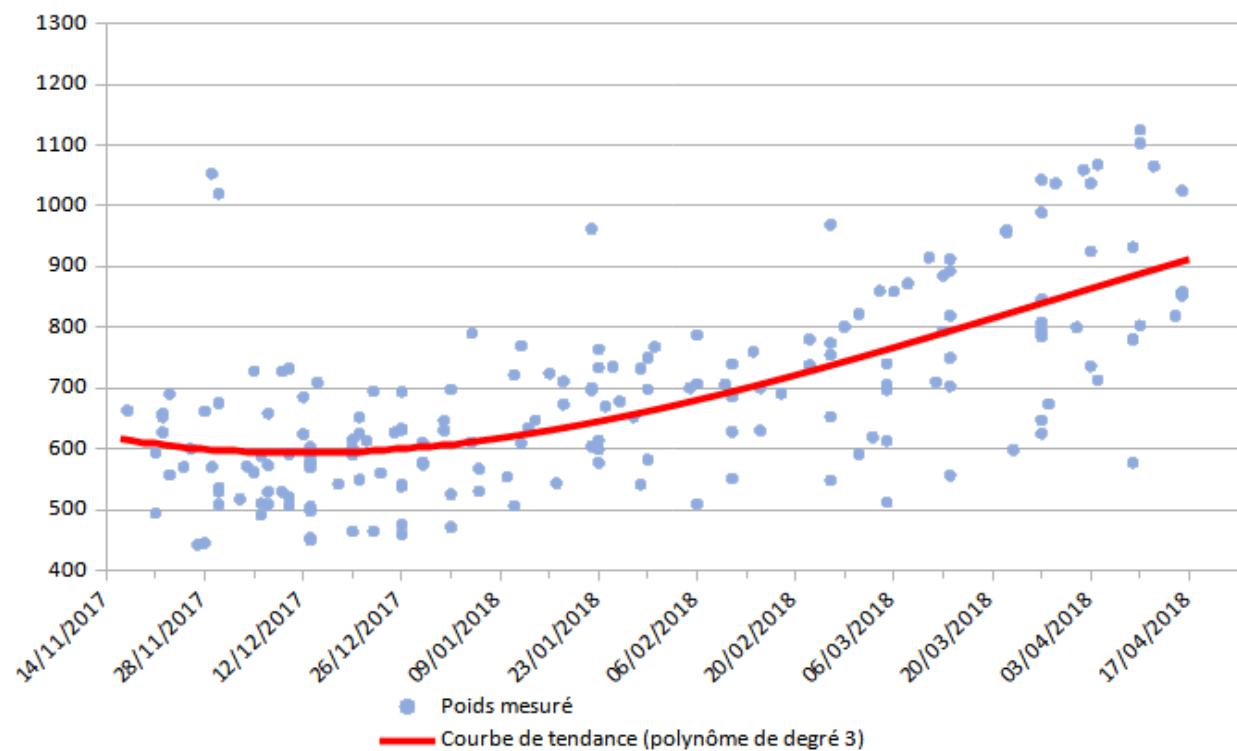


Figure 42 : Courbe de tendance et écarts-types par semaine des poids mesurés chez tous les hérissons au cours de la deuxième saison d'hibernation. La ligne bleue verticale indique le changement de protocole.

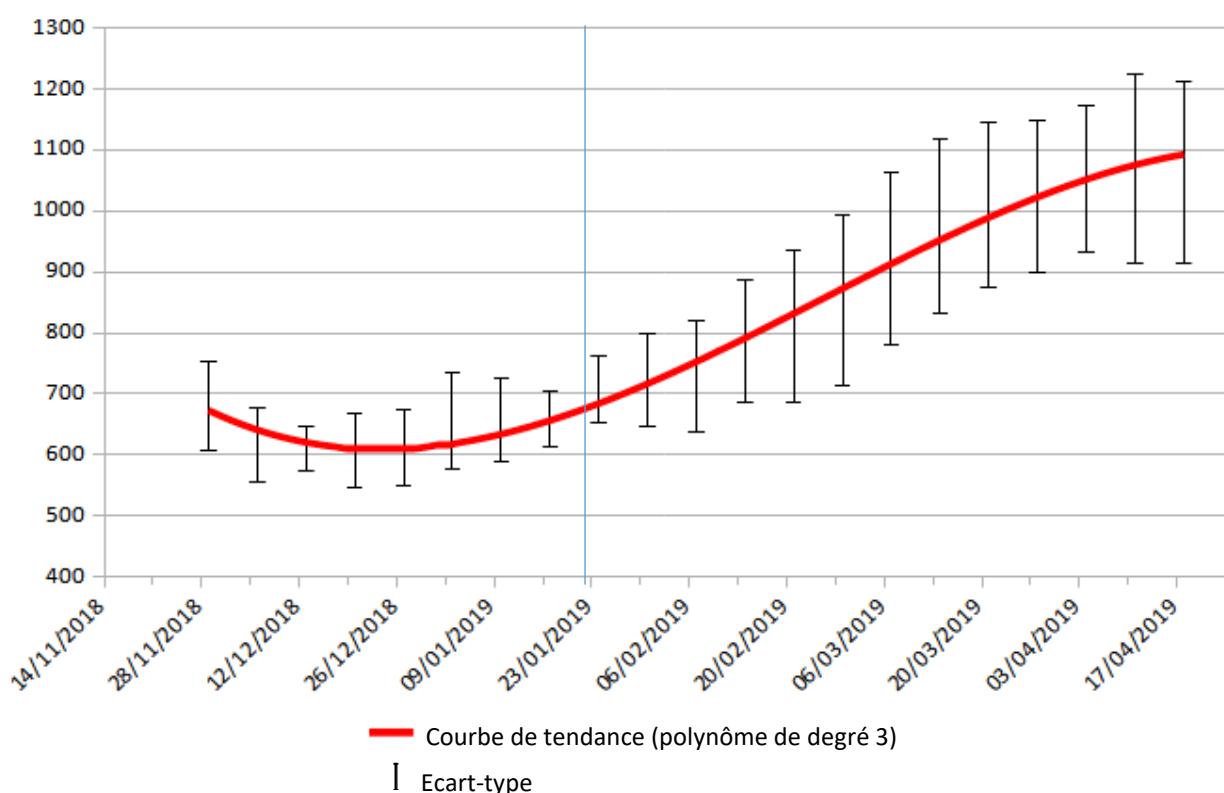


Figure 43 : Exemples de relevés de poids de dix hérissons au cours de la saison d'hibernation le premier hiver.

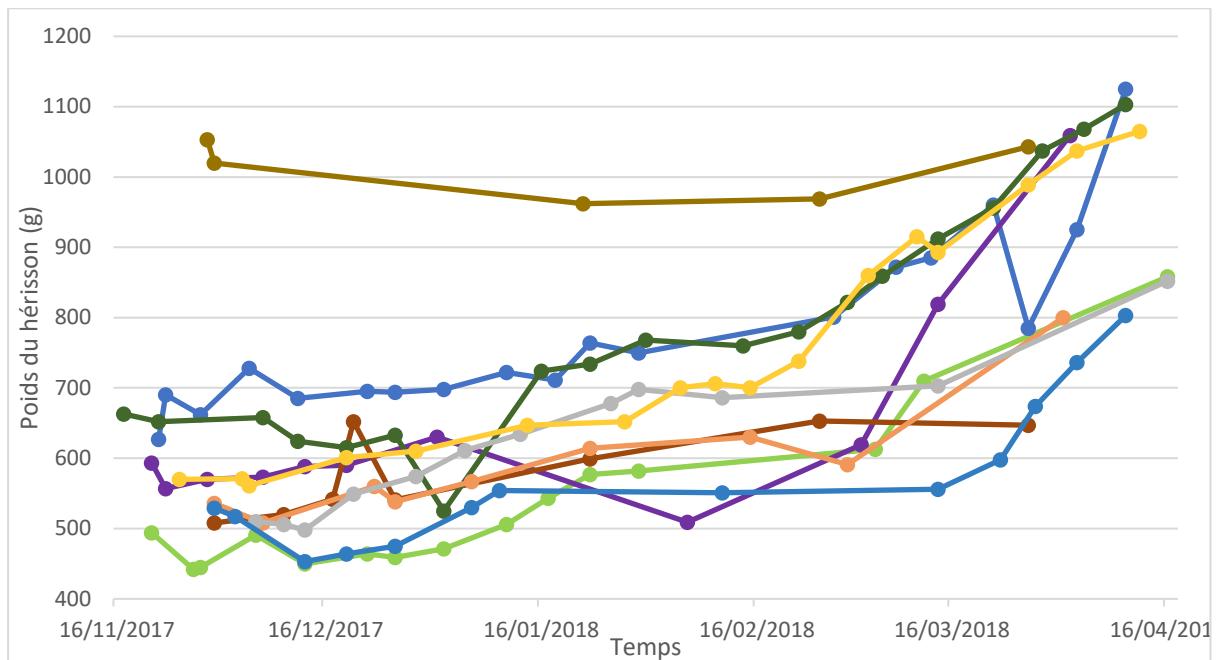


Figure 44 : Exemples de relevés de poids de treize hérissons au cours de la saison d'hibernation le deuxième hiver. A partir du 22 janvier (ligne bleue) ont débuté les pesées hebdomadaires et l'augmentation de la ration alimentaire de 30 à 50 g pour la majorité des individus : seuls les trois individus dont une partie de la courbe a été encadrée en rouge ont bénéficié d'une augmentation anticipée de 30 à 50 g (le 3 janvier).

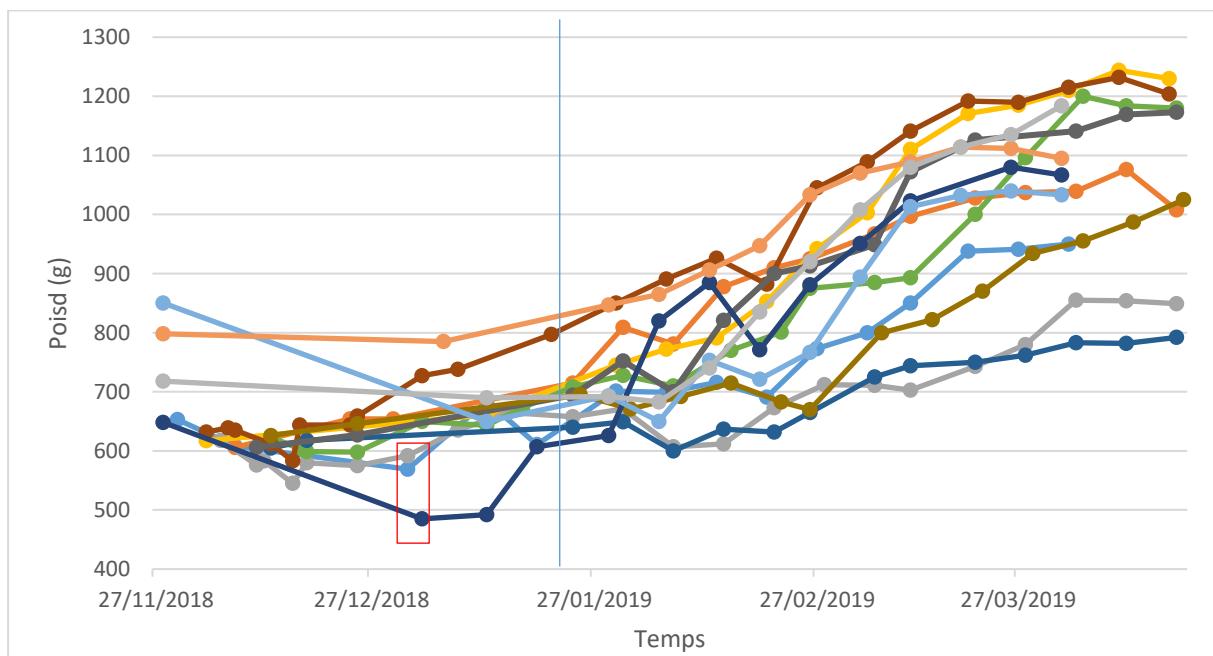
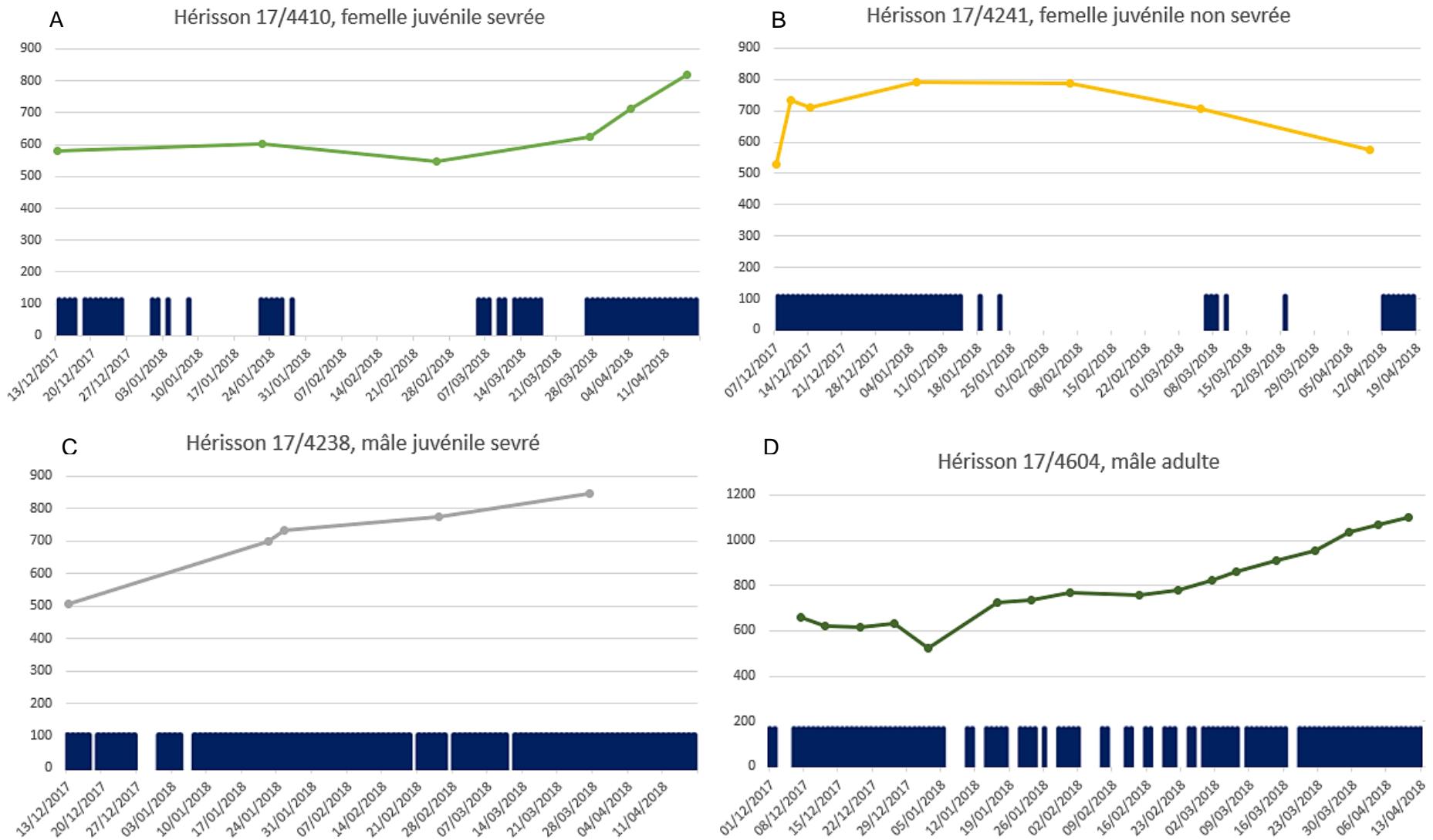


Figure 45 : Exemples de courbes des variations de poids de quatre hérissons (A, B, C, D), mis en parallèle avec leur profil d'activité (barres bleues).



Au cours du premier hiver (Tableau 39), la médiane de gain de poids des femelles (- 0,33 g) s'est avérée significativement plus faible que celle des mâles (+ 2 g). De plus, le poids à l'entrée en clapiers/cages ou le poids à l'entrée en hibernation étaient significativement corrélés négativement le premier hiver au gain de poids quotidien : les individus initialement les plus lourds prenaient moins de poids au cours de leur hibernation que les autres (Figure 46).

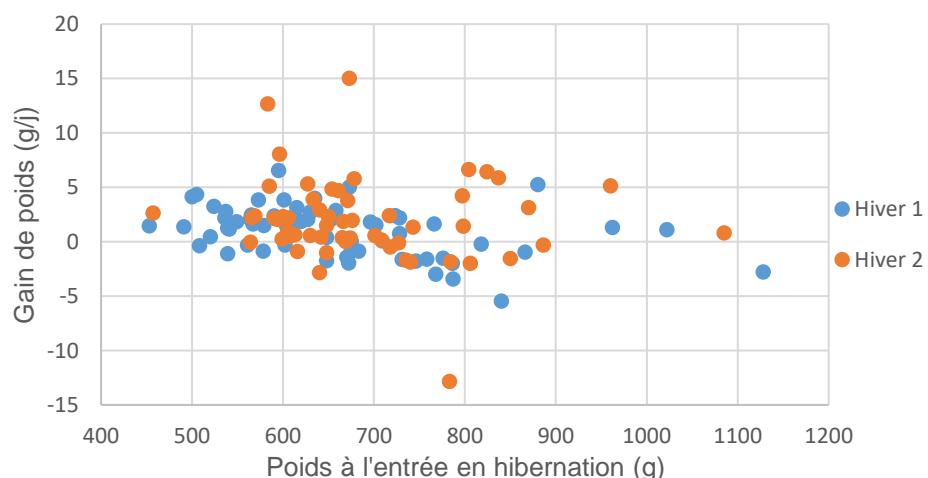
Tableau 39 : Résultats des tests statistiques étudiant les caractéristiques individuelles et la prise de poids quotidienne au cours de l'hibernation, avec des tests de Mann-Whitney pour la première partie du tableau et des corrélations de Spearman pour les deux autres. F : femelles, M : mâles, A : adultes, J : juvéniles, S : sevrés, NS : non sevrés. Les effectifs sont rappelés entre parenthèse.

Hiver	Sexe		Adulte vs juvénile		Juvéniles sevrés vs non sevrés	
	Médianes (g)	Degré de signification	Médianes (g)	Degré de signification	Médianes (g)	Degré de signification
1	F (32) : -0,33 M (42) : 2	1,7*10 ⁻⁵	A (22) : 1,5 J (42) : 1,2	0,84	NS (15) : 1,5 S (27) : 0,3	0,59
2	F (27) : 2,1 M (27) : 0,8	0,43	A (8) : -0,5 J (49) : 2,0	0,20	NS (27) : 1,9 S (22) : 2,0	0,71
1&2	F (59) : 0,57 M (58) : 1,8	0,01	A (30) : 1,45 J (91) : 1,37	0,31	NS (42) : 1,5 S (49) : 0,6	0,32

Hiver	Santé à l'admission		Santé en clapier		Poids entrée clapier		Poids entrée hibernation	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification						
1 (64)	0,003	0,98	-0,005	0,97	-0,30	0,02	-0,41	7*10⁻⁴
2 (57)	0,11	0,42	0,14	0,30	-0,08	0,54	-0,16	0,24
1&2	0,06	0,49	0,04	0,63	-0,15	0,10	-0,27	0,003

Hiver	Bunnel		Durée d'hospitalisation	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1 (64)	0,02	0,87	-0,15	0,25
2 (57)	/	/	-0,06	0,68
1&2	/	/	-0,06	0,53

Figure 46 : Gain de poids quotidien en fonction du poids à l'entrée en hibernation chez les hérissons au cours des deux hivers.



b. Poids selon les caractéristiques de l'hibernation

Le poids des hérissons en fin d'hibernation était significativement corrélé au taux de torpeur ainsi qu'aux durées des phases de torpeur et de réveil. Il l'était également à la date de sortie le deuxième hiver. Ainsi les hérissons pesaient plus lourds en fin d'hibernation s'ils avaient manifesté un taux de torpeur plus faible, des phases de torpeur plus courtes et de réveil plus longues, ces constats étant davantage marqués le deuxième hiver (Tableau 40).

Tableau 40 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du poids en fin d'hibernation des hérissons. Hiver 1 : 64 hérissons, hiver 2 : 57 hérissons, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 55 hérissons les deux hivers.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	-0,46	2*10⁻⁴	0,16	0,20	0,09	0,46
2	-0,61	3*10⁻⁷	0,21	0,11	0,09	0,49
1&2	-0,54	1*10⁻¹⁰	0,12	0,16	0,09	0,34

Hiver	Médiane des phases de torpeur		Médiane des phases de réveil			
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification		
1	-0,12	0,34	0,24		0,054	
2	-0,49	8*10⁻⁵	0,36		0,006	
1&2	-0,32	3*10⁻⁴	0,30		8*10⁻⁴	

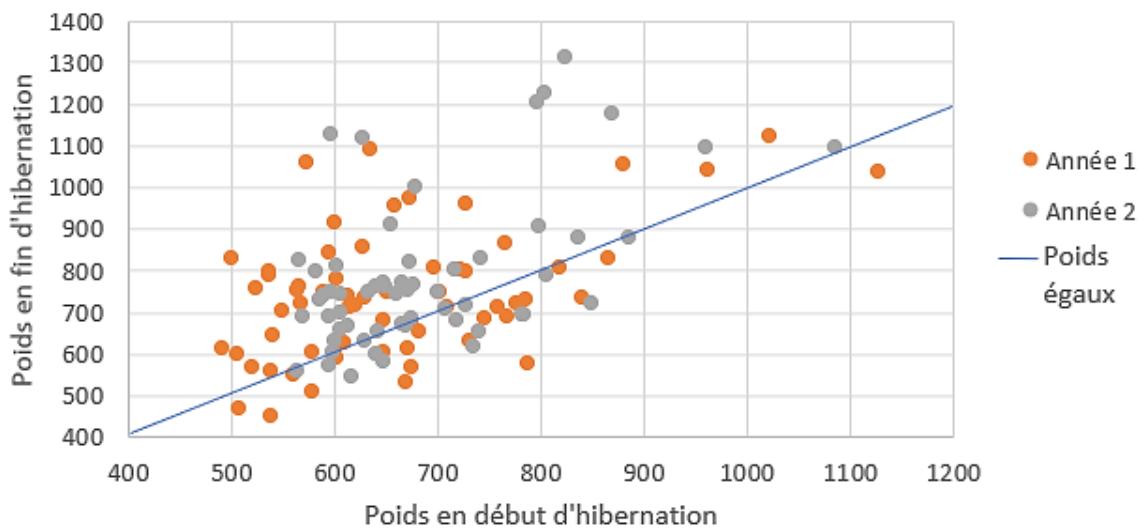
Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	-0,40	0,001	0,29	0,02	0,07	0,62
2	-0,64	5*10⁻⁸	0,34	0,007	0,31	0,02
1&2	-0,52	6*10⁻¹⁰	0,32	3*10⁻⁴		-

Le poids en fin d'hibernation était significativement corrélé (positivement) à celui enregistré en début d'hibernation (Tableau 41). On peut constater sur la Figure 47 que les individus initialement les plus lourds ont conservé un poids globalement similaire alors que certains individus plus légers initialement ont dépassé les premiers. Certains hérissons ont donc perdu du poids au cours de leur hibernation (jusqu'à 200 g) à l'inverse de la majorité d'entre eux, qui ont connu des gains allant jusqu'à + 600 g.

Tableau 41 : Résultats de corrélation de Pearson entre le poids en début et en fin d'hibernation. Année 1 : 64 hérissons, année 2 : 57 hérissons.

Hiver	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	0,50	3*10⁻⁵
2	0,53	1*10⁻⁵
1&2	0,51	1*10⁻⁹

Figure 47 : Poids en fin d'hibernation en fonction des poids des hérissons en début d'hibernation. Année 1 : 64 hérissons, année 2 : 57 hérissons.



Le lien potentiel entre le gain de poids sur la période d'hibernation et les paramètres de l'hibernation (Tableau 42) a fait l'objet de différents tests. Les résultats différaient légèrement des tests portant sélectivement sur le poids final. Le taux de torpeur (le premier hiver et les deux hivers combinés, Figure 48), et la durée des phases de torpeur étaient négativement corrélés au gain de poids total tandis que la durée des phases de réveil y est positivement corrélée, et ce de façon significative. La durée des cycles était également significativement corrélée (corrélation positive) au gain de poids total au cours du deuxième hiver et lorsque les deux hivers sont combinés. Il en était de même pour la durée d'hibernation le premier hiver et lorsque les deux hivers sont combinés. La corrélation avec les dates de sortie n'était plus significative.

Figure 48 : Gain de poids (%) en fonction du taux de torpeur (%) des hérissons au cours de chaque hiver.

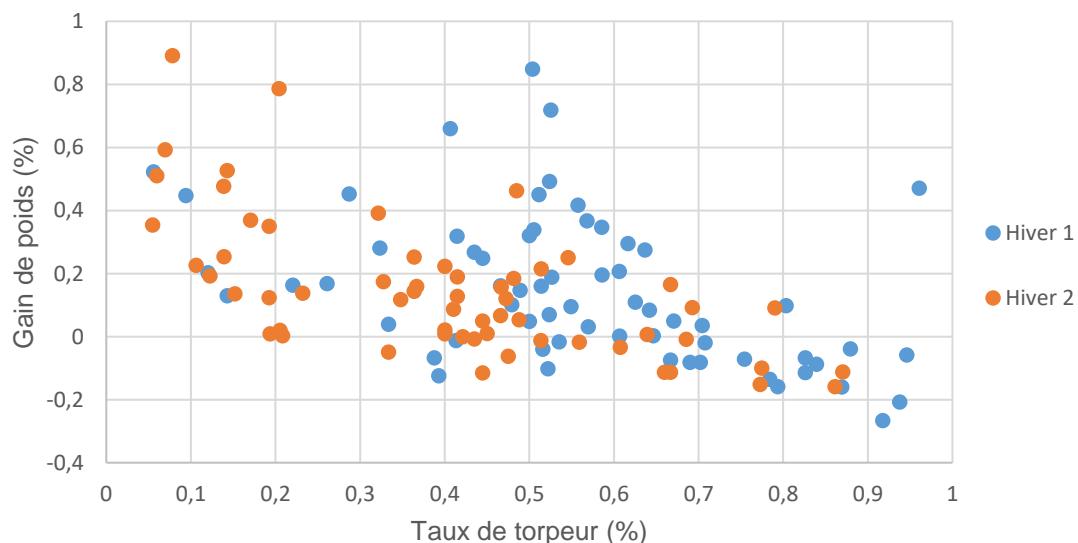


Tableau 42 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du gain de poids total sur l'hibernation. Hiver 1 : 64 hérissons, hiver 2 : 57 hérissons, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 61 hérissons le premier hiver.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	-0,50	1*10⁻⁵	0,30	0,002	0,14	0,27
2	0,13	0,27	0,22	0,08	0,27	0,04
1&2	-0,55	3*10⁻¹¹	0,27	0,002	0,20	0,03

Hiver	Médiane des phases de torpeur		Médiane des phases de réveil		Date de sortie
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	
1	-0,08	0,52	0,41	7*10⁻⁴	
2	-0,36	0,005	0,50	6*10⁻⁵	
1&2	-0,24	0,008	0,45	8*10⁻⁸	

Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	
1	-0,31	0,01	0,38	0,002	0,12
2	-0,47	2*10⁻⁴	0,51	5*10⁻⁵	0,23
1&2	-0,40	4*10⁻⁶	0,44	3*10⁻⁷	-

Enfin, afin de s'affranchir des durées d'hibernation variables entre les hérissons, a été calculé le gain de poids par jour de chaque hérisson. Des analyses statistiques ont été réalisées entre les paramètres de l'hibernation et ce gain de poids quotidien (Tableau 43). Taux de torpeur et durées des phases de torpeur étaient significativement corrélés (corrélation négative) au gain de poids quotidien tandis que les durées des phases de réveil étaient corrélées positivement. Plus les hérissons sont en torpeur et moins leur gain de poids moyen quotidien est important. La durée médiane du cycle et gain de poids quotidien étaient significativement corrélés (corrélation positive) lorsque les données des deux hivers étaient combinées.

Tableau 43 : Résultats de corrélation de Pearson pour le taux de torpeur, la durée d'hibernation et la date de sortie d'hibernation et de Spearman pour les autres paramètres d'hibernation, en fonction du gain de poids quotidien des hérissons. Hiver 1 : 64 hérissons, hiver 2 : 57 hérissons, sauf pour le paramètre « date de sortie » avec 55 hérissons le premier hiver et 53 le second.

Hiver	Taux de torpeur		Durée d'hibernation		Durée médiane du cycle	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
1	-0,57	1*10⁻⁶	0,17	0,19	0,24	0,06
	-0,59	2*10⁻⁶	-0,04	0,77	0,24	0,07
	-0,58	4*10⁻¹²	0,02	0,84	0,22	0,02
Hiver	Médiane des phases de torpeur			Médiane des phases de réveil		
	Coefficient de corrélation	Degré de signification		Coefficient de corrélation	Degré de signification	
	-0,15	0,25		0,45		2*10⁻⁴
1	-0,31	0,02		0,42		0,001
	-0,29	0,001		0,45		2*10⁻⁷
Hiver	3 ^e quartile des phases de torpeur		3 ^e quartile des phases de réveil		Date de sortie	
	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification	Coefficient de corrélation	Degré de signification
	-0,44	3*10⁻⁴	0,40	0,01	-0,13	0,36
1	-0,48	2*10⁻⁴	0,46	4*10⁻⁴	0,09	0,53
	-0,50	9*10⁻⁹	0,44	4*10⁻⁷		-
2						
1&2						

4. Discussion

A. Limites du protocole, de son déroulé et des analyses statistiques

a. Limites et modification du protocole

Les conditions d'entrée en hibernation mises en place dans le secteur dédié du CEDAF diffèrent inévitablement de celles que les hérissons peuvent trouver dans le milieu naturel, notamment en ce qui concerne la phase préparatoire :

- S'ils pouvaient former un nid constitué de paille hachée sous un abri artificiel mis à disposition dans chaque cage ou clapier, ils n'avaient pas de feuilles mortes pour constituer des *hibernacula* et les abris fournis étaient légers ne permettant pas de constituer un support suffisant à la construction d'une protection stabilisée (Morris, 1973 ; Haigh, 2011). Ils étaient donc moins isolés qu'en extérieur, au sein d'un *hibernaculum* bien confectionné.
- Pour déclencher l'hibernation les animaux étaient transférés sans phase de transition d'une pièce chauffée (secteur « hospitalisation ») à un local non chauffé (secteur « hibernation ») non complètement isolé (parois constituées de filets pour partie). Ils ne bénéficiaient donc pas d'une période de transition correspondant à l'automne, au cours de laquelle les signaux environnementaux permettent la constitution des réserves adipeuses (Haigh, 2011 ; Rautio, 2014).

- Le poids minimal requis pour l'hibernation - entre 300 et 700 g - dépend des auteurs et des localisations, mais a généralement été établi sur la base d'observation des poids des individus ayant survécu et sont donc peu précis, surtout si l'on prend en considération notre objectif principal de limiter au maximum la mortalité durant cette phase (Tableau 7). Le poids minimal avant transfert a été modifié au cours des trois années d'étude. Initialement fixé à 500 g, il a été augmenté à 700 g à partir du 22 janvier 2019 (second hiver). Dans l'étude de South *et al.* (2020b) conduite en centre de soins, le seuil avait été fixé à 600 g, associé à un état d'embonpoint satisfaisant (animal non efflanqué, présentant une forme sphérique lors de la mise « en boule »). Le reste des critères d'inclusion se rapprochaient des nôtres avec l'absence de maladie ou de blessure, constatée au moins une semaine après la fin des traitements entrepris. Une coproscopie de contrôle était également réalisée dans cette étude.

Outre le poids requis avant mise en hibernation, au cours du deuxième hiver, plusieurs éléments du protocole ont été modifiés dans le but d'améliorer la prise en charge des hérissons, ce qui demeure la priorité d'un centre de soins. Ainsi, la quantité alimentaire de base, au lieu d'être de 30 g de croquettes pour tous puis augmentée pour certains individus, a été passée à 50 g pour tous quitte à être diminuée pour certains individus présentant des risques d'obésité. La fréquence de pesée initialement mensuelle (*a minima*), mais qui pouvait intervenir plus souvent (toutes les semaines, pour les hérissons actifs) est passée à un rythme hebdomadaire pour tous afin de repérer plus rapidement les chutes de poids excessives notamment. La périodicité du nettoyage des cages a été également renforcée. Enfin un radiateur d'appoint a été allumé dans la salle lorsque les températures devenaient trop faibles, mais avec une capacité de chauffage relativement limitée suite au manque d'isolation. Ces changements, (principalement l'alimentation et la pesée), ont pu modifier le comportement d'hibernation des hérissons et peuvent expliquer des différences constatées entre le début et la fin du deuxième hiver ou entre les deux hivers au risque de limiter la significativité et l'interprétation des résultats.

b. Données manquantes ou erronées

Le recueil des données au cours des 3 années d'étude a été effectué 7 jours sur 7 par un grand nombre de personnes variant au cours du temps : il pouvait s'agir, en fonction des périodes, d'étudiants vétérinaires, de l'équipe encadrante (soigneurs-animaliers notamment) du CEDAF, de stagiaires mais également de bénévoles venant de tous horizons, ne bénéficiant pas forcément d'une expérience professionnelle préalable dans le soin aux animaux ou de culture scientifique. De plus, la collecte de certaines données et le remplissage du tableau de bord venaient se surajouter à une charge de travail quotidienne qui pouvait être importante. Ainsi, malgré la rédaction et l'impression de protocoles clairs et détaillés, placés à demeure dans le secteur « hibernation » et d'explications orales régulières, la multiplicité et la variété des acteurs ont pu affecter la rigueur avec laquelle le protocole a été appliqué. De plus, le centre étant parfois en sous-effectif, des oubliés pouvaient survenir lorsque les soins aux hérissons en cage ou clapier d'hibernation étaient effectués rapidement, comme en témoignent les échappées d'animaux enregistrées. Ainsi, certaines cases du tableau de données n'étaient parfois pas remplies (relevés de températures, données concernant un hérisson en particulier ...). Des omissions plus rares ont pu concerner les feuilles de données cliniques des animaux (sexe non noté par exemple). La nourriture distribuée n'était pas toujours pesée avec précision si bien que la pesée des restes le lendemain pouvait parfois dépasser la quantité maximale possible de la ration. En dépit d'une signalétique *ad hoc* basé sur des étiquettes colorées, certains hérissons devant recevoir une ration spécifique pouvaient être approvisionnés

avec la même quantité de croquettes que les autres. L'enregistrement manuel des données pouvait générer, dans certains cas, des résultats illisibles et les feuilles du cahier gardé en permanence dans ce local pouvaient être salies voire déchirées. Le premier hiver, les informations étaient notées sur des feuilles volantes hebdomadaires, l'une d'entre elles - correspondant à une semaine - a été perdue. Enfin, peu d'informations étaient disponibles concernant l'état de santé des hérissons en hibernation, d'autant plus au cours de la première année d'étude où il n'y avait pas encore de cahier de transmission. Cela a notamment pu affecter la fiabilité du score de santé enregistré en cours d'hibernation (saison 1).

Tous ces éléments ont conduit à une limitation du nombre et de la précision des données recueillies. Une tentative de correction a été réalisée avec le choix de la définition du jour de réveil en prenant en compte le relevé des critères suivants : présence de fèces fraîches (retirées au moment de l'observation) et réduction de 2 g de la quantité de croquettes résiduelles dans la gamelle ou consommation de 7 g d'aliment, ou visualisation d'un hérisson actif. En effet, les réveils ont habituellement lieu en journée (Fowler et Racey, 1990 ; Vignault et Saboureau, 1993). La prise en compte de ces différents critères permettait de corriger en partie les imprécisions liées aux pesées de l'aliment et au fait que des fèces puissent parfois ne pas être vues et nettoyées le jour même. De plus, certains réveils n'étaient pas accompagnés de sortie du nid ou de manifestation repérable et pouvaient donc ne pas être détectés (Rutovskaya *et al.*, 2019). Il en résulte que les données en tant que telles peuvent manquer de fiabilité pour la réalisation de statistiques descriptives (biais de mesure) avec des sous-estimations possibles des phases de réveil notamment ; c'est pourquoi les tests statistiques, comparant entre eux des groupes étudiés notamment au cours d'une même saison ont été privilégiés. Pour ces analyses, les erreurs de catégorisation entre jour d'activité et jour de torpeur entraînent un biais de classement non différentiel. Ce biais risque par définition d'abaisser le degré de signification des résultats, mais ne risque pas de donner de résultats faussement significatifs.

En milieu naturel, les torpeurs journalières de pré-hibernation dureraient douze heures au maximum (Vignault et Saboureau, 1993) et passeraient donc inaperçues car il est probable qu'au moins un signe d'activité ait été présent dans notre relevé de données couvrant des plages de vingt-quatre heures. Nous ne pouvons donc pas exclure que des torpeurs de ce type (≤ 12 h) aient eu lieu sans être identifiées comme telles au cours de notre étude d'autant plus qu'il s'agissait d'une hibernation artificielle. Malgré tout, en novembre (période correspondant au début de nos relevés de données), la pré-hibernation laissait la place à l'hibernation en milieu naturel, avec des torpeurs couvrant plusieurs jours consécutifs en France (Vignault et Saboureau, 1993). Ainsi si les rythmes biologiques étaient conservés dans nos conditions, la période de « pré-hibernation » était théoriquement déjà passée au moment où intervenait le transfert des hérissons en secteur « hibernation ». Des réchauffements partiels sans réveils, des réveils sans sortie du nid ou sans consommation subséquente d'aliment ni émission de fèces voire sans être vus pourraient également avoir lieu régulièrement. Pour détecter, avec une meilleure sensibilité ces variations d'activité, parfois extrêmement discrètes, et ainsi obtenir des données non biaisées il faudrait recourir à des techniques d'appoint ciblées qui pourraient être utilement combinées : des caméras de surveillance filmant en continu ou à détection de mouvement orientées vers l'entrée du nid pour détecter des signes d'activité ou des prises de températures corporelles non invasives (approche physiologique) à intervalle régulier pourraient être testées dans le cadre d'une étude pour contrôler *a posteriori* la validité des critères que nous avons utilisés pour définir un jour d'activité ou envisager leur intérêt pour des expérimentations futures. La mesure de la température corporelle par caméra thermique

basée sur le rayonnement infrarouge au niveau de la cornée a été validée chez les hérissons en centre de soins (South *et al.*, 2020a). Cette méthode est non invasive et réalisée en se plaçant entre 20 et 40 cm de l'individu. La mesure de la température cornéenne n'est pas faisable chez un individu en torpeur dans son nid mais une mesure moins précise, par l'entrée du nid, en plaçant ce dernier judicieusement dans la cage ou le clapier, devrait permettre de distinguer un individu en torpeur. Cela pourrait également permettre de valider ou non la mesure par sonde de la température du nid où se trouve le hérisson pour estimer son état de torpeur.

c. Simplification des analyses statistiques

Les analyses statistiques ont parfois été simplifiées. C'est notamment le cas des analyses concernant les corrélations entre pourcentage de hérissons en torpeur et température ambiante ou quantité d'aliment, pour lesquelles on considère que les données enregistrées quotidiennement sont indépendantes de celles relevées les autres jours alors qu'elles concernent les mêmes hérissons et qu'il pourrait y avoir des impacts différés des facteurs externes mesurés ou une accumulation d'effets par la combinaison de différents paramètres sur plusieurs jours consécutifs. Ainsi, une suite de jours froids pourrait aboutir à un plus grand nombre de hérissons en torpeur qu'une seule journée d'exposition à la même température.

Les durées des torpeurs, des réveils et des cycles torpeur-réveil ont été étudiées par le biais de médianes individuelles, et troisièmes quartiles individuels. Cette méthode n'est pas très rigoureuse car elle ne prend pas en compte l'étendue des variations individuelles mais servait à obtenir un paramètre pouvant être simplement comparé entre individus, incluant plus ou moins de variabilité (les troisièmes quartiles prenant davantage en compte les durées maximales que les médianes).

Enfin, l'effet de la parenté au sein des fratries n'a pas pu être étudié car les statistiques pour comparer de nombreux groupes comptant quelques individus étaient trop complexes.

B. Bilan des résultats et comparaison avec la littérature existante

Au cours de cette étude, les liens statistiques entre de nombreux paramètres ont pu être étudiés, permettant malgré les imprécisions relevées ci-dessus de fournir des indices sur les influences possibles de différents paramètres individuels ou environnementaux sur l'hibernation du hérisson d'Europe.

L'hibernation des hérissons en centre de soins ne correspond pas en tout point à l'hibernation en milieu naturel. Même si les conditions météorologiques auxquelles les animaux sont exposés peuvent s'en rapprocher plus ou moins selon que les individus sont placés en enclos extérieur ou en local dont le niveau d'isolation peut varier, l'approvisionnement régulier en nourriture (sous la forme de croquettes au CEDAF), les dérangements et l'absence de possibilité de « préparation » physiologique à la mauvaise saison font qu'il convient davantage de qualifier cette procédure d'« hibernation artificielle ». Ces différences peuvent expliquer des réponses variables des individus aux conditions dans lesquelles ils sont placés, notamment comparées aux hérissons hibernant en milieu naturel, comme nous le verrons dans cette partie. Les Tableau 8 à 11 récapitulent les conditions d'hébergement des hérissons dans différentes publications.

a. Paramètres environnementaux et autres facteurs externes

Sous l'hypothèse d'absence de biais d'association et sous réserve des simplifications statistiques réalisées, chez le hérisson d'Europe, il y a des chances qu'il existe une association réelle entre la température ambiante et le nombre de hérissons en torpeur un jour donné, davantage d'individus se trouvant en état de torpeur lorsque les températures diminuent. Ce résultat est en accord avec les résultats de Parkes (1975) en milieu naturel et Fowler (1988b) en conditions contrôlées expérimentalement. Cependant Fowler (1988b) obtenait cette relation en soumettant différents groupes à des températures différentes mais stables. Il est cependant difficile de préciser dans notre étude, quelle composante spécifique de la température influe le plus sur ce résultat puisque les taux de corrélations les plus élevés sont obtenus avec les températures minimales et maximales au cours de la première saison d'hibernation et les températures moyennes pour la seconde. Rutowskaya *et al.* (2019) ont relevé des phases de torpeurs prolongées lorsque les températures diminuaient, avec cependant davantage de réveils lorsque la température descend sous -3 °C. Une température aussi basse n'a été observée dans le local du CEDAF qu'à deux occasions, le premier hiver, ce qui est trop peu pour effectuer des analyses statistiques. Il ne semble cependant pas que cela ait eu un impact particulier. Vignault et Saboureau (1993) observaient des réveils en milieu naturel lors de modifications rapides de la température (environ 8°C de variation positive ou négative en 24 heures). Nos analyses statistiques comparant les variations de température d'un jour à l'autre et le nombre de hérissons en torpeur ne sont cependant pas significatives. Au cours de son expérimentation, Fowler (1988b) a par ailleurs observé un effet des faibles températures plus important lorsqu'il était combiné à une photopériode courte. Dans notre étude, aucune véritable fenêtre n'était présente dans le local d'hibernation. La luminosité maximale correspondait alors à la phase de soins aux hérissons soit environ une heure sous éclairage artificiel (rampes de tubes fluorescents) ; le reste du temps les hérissons étaient plongés dans l'obscurité. Cette photopériode réduite pourrait s'avérer favorable à l'hibernation. L'exposition différentielle à la lumière en fonction de l'emplacement des hérissons dans la pièce plus ou moins proches des sources lumineuses artificielles ou parasites n'a pas pu être étudiée. Parkes (1975) a observé un lien entre le nombre de hérissons repérés par prospection en milieu naturel sur une parcelle donnée et la température extérieure, mais avec un décalage de deux mois entre les minima des deux paramètres (température et nombre de hérissons). Cet auteur évoquait également l'humidité relative (non quantifiée), notamment consécutive à la pluviométrie, comme facteur pouvant accroître les pertes thermiques et donc renforcer l'impact physiologique des variations de température. Dans notre étude, les hérissons étaient à l'abri de la pluie mais c'est normalement également le cas des hérissons calfeutrés dans leur *hibernacula* ; ce pourrait donc être l'hygrométrie ambiante qui agirait davantage que la pluviométrie elle-même. Aucune mesure du taux d'humidité n'a été réalisée dans notre étude.

Il y a des chances qu'il existe une association réelle entre la quantité d'aliment reçue en début d'hibernation et la proportion de hérissons en torpeur par la suite, avec davantage de hérissons dans cet état lorsqu'ils avaient reçu moins de nourriture initialement. Webb et Ellison (1998) tout comme Fowler (1988b) ont montré que la restriction alimentaire était un des facteurs déclenchant l'hibernation. Il est possible que la quantité d'aliment disponible à un moment donné soit effectivement associée à l'entrée en torpeur du hérisson, avec une probabilité réduite lorsque les ressources trophiques sont plus importantes, même si nos résultats n'étaient pas significatifs.

Sous l'hypothèse d'absence de biais d'associations, il y a des chances qu'il existe une association réelle entre le fait de peser un hérisson et son état de torpeur, avec une division par 2,2

du nombre de hérissons en torpeur constatée le lendemain de la pesée par rapport à l'avant-veille. Morris (1969) a constaté que le fait d'extraire les hérissons de leurs *hibernacula* entraînait leur réveil dans un quart des cas, proportion qui pourrait être en partie expliquée par le fait que ces animaux ne seraient pas susceptibles d'être « réveillés » par des manipulations pendant la première moitié de leur phase de torpeur, soit entre deux réveils spontanés (Kristoffersson et Soivio, 1967). South *et al.* (2020b) avaient montré qu'une unique pesée en milieu d'hibernation ne semblait pas perturber l'hibernation des hérissons en centre de soins car cela ne modifiait pas la durée moyenne d'hibernation, le nombre total de réveils par saison d'hibernation ni la durée des phases de réveil ou de torpeur.

Des différences significatives relatives aux paramètres de l'hibernation ont été observées entre les deux hivers étudiés (Tableau 44). Cela confirme qu'il ne faut pas accorder trop de crédit aux résultats significatifs lorsqu'ils ne sont obtenus qu'après avoir combiné les données des deux saisons d'hibernation car les groupes étudiés ont pu se comporter différemment selon l'hiver considéré. Il convient également de rester prudent sur l'interprétation des résultats qui ne seraient significatifs qu'au cours d'un seul hiver.

Des paramètres environnementaux importants ont également changé entre les deux hivers. Parmi les éléments pouvant être à l'origine de ces différences figurent la ration alimentaire dont la quantité a été augmentée au cours du deuxième hiver et la pesée hebdomadaire systématique mise en place à la même période. La température maximale journalière était plus élevée à la fin de la deuxième saison d'hibernation, ce qui peut expliquer les différences de dates de sorties médianes constatées (mi-mars pour le premier hiver et mi-février pour le second). Kristoffersson et Soivio (1964) ont relevé sur cinq hérissons placés en conditions expérimentales que ceux-ci se réveillaient malgré l'obscurité et un jeûne de quatre jours lorsque la température ambiante dépassait 12 °C. Cette valeur est dépassée à de nombreuses reprises au cours des deux saisons d'hibernation de notre étude. Il s'agissait cependant d'une valeur limite entraînant *a priori* un réveil alors que nous nous intéressons ici à la sortie effective d'hibernation, soit correspondant au dernier réveil de la saison. Il est possible que le seuil nécessaire à cette sortie (non connu d'après la littérature scientifique) soit plus élevé. Pour approcher cette valeur seuil, nous pouvons constater que les températures précédant les dates médianes de sortie d'hibernation étaient plus élevées qu'auparavant en cours de saison (maxima dépassant par exemple les 15 °C huit à deux jours avant les dates médianes de sortie d'hibernation au CEDAF). Dans l'ouest de la France, à des latitudes inférieures à celle de l'EnvA, la période d'hibernation survenait entre octobre et février en milieu naturel (Vignault et Saboureau, 1993). Cela concorde avec nos résultats notamment au cours du second hiver qui s'est avéré plus doux. Les troisièmes quartiles des durées des phases de torpeur étaient de 4 jours le premier hiver et 2 jours le second, associées à des phases de réveil d'une durée d'un peu plus de trois jours dans les deux cas. Les phases de torpeurs enregistrées au CEDAF sont moins longues que celles enregistrées par Walhovd (1979) en milieu naturel, couvrant sept à dix jours en moyenne. Les phases de réveils durent légèrement plus longtemps que celles décrites en Russie (moins d'un jour) ou au Danemark (1,5 à 2 jours) (Walhovd, 1979 ; Rutowskaya *et al.*, 2019). En France, Vignault et Saboureau (1993) avaient cependant mesuré des durées de réveils allant de moins d'un jour à deux ou trois jours selon la période, celles-ci s'avérant plus longues en début de saison d'hibernation. Il se pourrait donc que nos conditions d'hibernation se rapprochent de celles plus clémentes qu'on l'on peut obtenir en début d'hibernation, en France. South *et al.* (2020b) avaient également enregistré des durées de réveil plus longues en centre de soins que dans la littérature scientifique, pour un nombre de réveils similaires au milieu naturel cependant. La

distribution d'aliment aux hérissons en hibernation contribuerait ainsi à « adoucir » les conditions environnementales hivernales auxquelles sont soumis les hérissons et leur permettraient de rester éveillés plus longtemps.

La luminosité ou la température ambiante variaient probablement en fonction de la localisation des différentes cages ou clapiers dans le local du CEDAF. Une analyse comparative entre groupes d'emplacement sur les paramètres d'hibernation n'a cependant pas donné de différences significatives (Tableau 44). Des mesures des différents paramètres environnementaux au niveau de chaque cage ou clapier auraient été idéales mais n'ont pu être mises en place faute de logistique suffisante. La température a été mesurée au sein de deux nids mais le peu de données colligées ne permet pas d'effectuer d'analyses statistiques.

Ces paramètres auraient pu expliquer en partie la variabilité individuelle observée à l'instar des durées de torpeur relevées, allant par exemple de six semaines ininterrompues à seulement neuf jours de torpeur cumulés sur une saison entière d'hibernation. Une variabilité similaire a été constatée dans un centre de soins du sud de l'Angleterre, avec des durées d'hibernation variant de quelques jours à une centaine de jours (South *et al.*, 2020b). Ces durées sont plus hétérogènes et plus courtes que ce qui a été observé en Irlande, en milieu naturel, avec une durée moyenne de 150 nuits associée à un écart-type de 6,8 nuits pour six individus étudiés (Haigh, 2011). Cette variabilité marquée semble donc être associée à l'hibernation artificielle en centre de soins, qui pourrait être moins impérative du fait de la mise à disposition de la nourriture.

b. Paramètres individuels

Certains paramètres individuels (Tableau 44) pourraient expliquer en partie la grande variabilité observée.

Des différences entre les deux sexes ont été observées en milieu naturel, concernant principalement les dates d'entrée et de sortie et donc la durée globale d'hibernation (Vignault et Saboureau, 1993). Nos résultats n'ont confirmé ces observations qu'au cours du premier hiver. Il est possible que les différences relevées entre les deux périodes d'études au CEDAF soient artéfactuelles. Lorsque les paramètres environnementaux (température ambiante, luminosité et alimentation) sont contrôlés expérimentalement, le déclenchement de l'hibernation semble similaire chez les deux sexes sauf chez les femelles suitées (Fowler 1988b). Dans notre étude, qui ne compte pas de femelle suivie, bien que tous les paramètres ne soient pas fixes (température ambiante notamment), ils sont cependant plus stables qu'en environnement naturel, ce qui peut expliquer le peu de différences observées concernant les entrées et sorties d'hibernation. D'autre part, le sexe des hérissons pourrait influencer la proportion de la période d'hibernation durant laquelle l'animal se trouve en état de torpeur, avec des phases de torpeur apparemment plus longues et des phases de réveil plus courtes chez les femelles. Vignault et Saboureau (1993) ont relevé également des phases de torpeur plus longues chez ces dernières.

Tableau 44 : Bilan des associations statistiques trouvées entre différents paramètres individuels ou environnementaux et les paramètres décrivant l'hibernation des hérissons (« + » : il y a des chances qu'il existe une association réelle entre ces paramètres, « +/- » : il est possible qu'il existe un lien (manque de puissance statistique ou résultats peu concordants entre les années d'étude) ; « - » les résultats n'étaient pas significatifs). « Hiver » fait référence aux tests statistiques comparant les deux saisons d'hibernation.

	Taux de torpeur	Durée d'hibernation	Date de sortie d'hibernation	Durée des réveils	Durée des torpeurs	Durée des cycles
Hiver	+	+	+	-	+	-
Localisation	-	-	-	-	-	-
Sexe	+/-	-	-	+/-	+/-	-
Age	+/-	+/-	-	+/-	+/-	-
Santé avant hibernation	-	-	-	-	-	-
Santé pendant hibernation	+	-	+/-	+/-	+	-
Poids d'entrée en clapier	-	-	-	-	+/-	+/-
Poids d'entrée en hibernation	-	+/-	+/-	-	+/-	-
Score de Bunnel	-	-	-	-	-	-
Durée d'hospitalisation	+/-	+/-	-	+	-	+/-
Poids en fin d'hibernation	+	-	+/-	+	+	-
Gain de poids quotidien	+	-	-	+	+	+/-

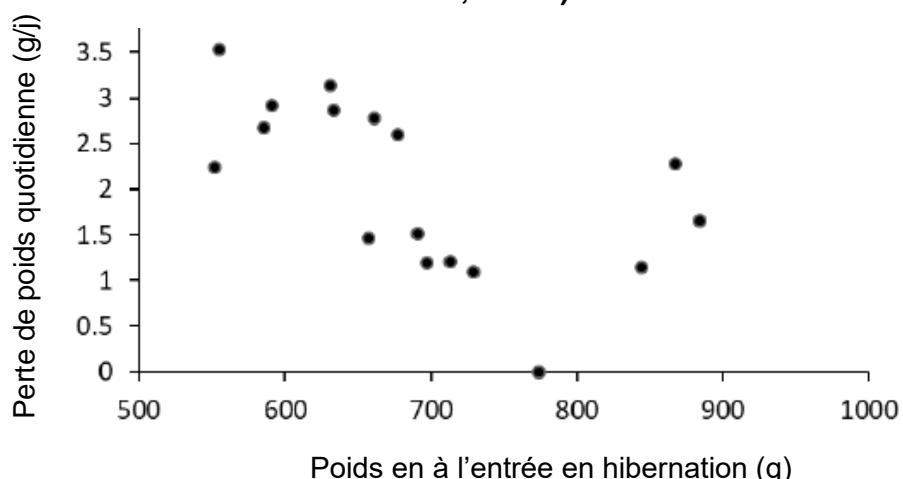
L'âge pourrait être associé à des différences portant sur la proportion de la période d'hibernation passée en état de torpeur ainsi que sa durée totale et les durées respectives des deux composantes du cycle torpeur/réveil. Nous avons noté une hibernation d'autant plus courte que les animaux étaient jeunes, ce qui est en accord avec les résultats de Jensen (2004) montrant que les jeunes de l'année hibernaient moins longtemps que les femelles adultes en milieu naturel. Ces différences sont visibles le premier hiver seulement ; l'absence de différence significative au cours du second hiver pourrait résulter des modifications du protocole dont les conditions (aliment disponible) pouvaient s'éloigner de celles retrouvées l'hiver en milieu naturel. Les réveils pourraient aussi être plus courts chez les individus plus jeunes, ce qui n'a pas été rapporté dans la littérature scientifique.

L'état de santé relevé avant hibernation n'est associé statistiquement à aucun paramètre de l'hibernation. Les affections pathologiques présentes à l'admission ont été traitées avant l'entrée en hibernation (critère d'inclusion pour rejoindre le secteur « hibernation ») ce qui peut expliquer l'absence de différence observée.

L'état de santé des animaux en cours d'hibernation est un paramètre qui n'a jamais été directement étudié dans la littérature scientifique. Sous réserve d'absence de biais d'association, il y a des chances qu'il existe une association statistique entre celle-ci et les durées des phases de torpeur chez le hérisson, les phases de torpeurs étant souvent davantage prolongées chez les individus en mauvaise santé expliquant une proportion de torpeurs plus importante. Ceci pourrait leur permettre d'économiser de l'énergie et de limiter les périodes aux cours desquelles les agents pathogènes mésophiles pourraient se multiplier. Il est possible que les individus en mauvaise santé sortent plus tôt d'hibernation pour reconstituer plus tôt des réserves énergétiques. La mise à disposition d'une plus grande quantité d'aliment le second hiver supprimant les effets d'une pénurie énergétique expliquerait potentiellement l'absence de résultat significatif.

La durée des cycles comme des phases de torpeur pourrait être liée au poids à l'entrée en cage ou clapier. Elles seraient plus courtes chez les individus les plus lourds, bien que cela n'ait été vérifié qu'au cours d'une saison d'hibernation. Le poids à l'entrée en hibernation pourrait être corrélé à la date de sortie et à la durée totale d'hibernation, les individus les plus lourds initialement hibernant moins longtemps. Or, Jensen (2004) et Haigh (2011) avaient constaté qu'en milieu naturel les individus les plus lourds entraient les premiers en hibernation et en sortaient souvent les derniers conduisant ainsi à des durées d'hibernation plus longues. Aucune association significative n'avait été trouvée par South *et al.* (2020b) entre poids des hérissons à l'entrée en hibernation et durée d'hibernation. Les individus pondéreux du CEDAF semblaient également avoir des phases de torpeur plus courtes, notamment le second hiver où l'alimentation était disponible en plus grande quantité. Ces résultats sont contraires à ceux de Haigh (2011) en milieu naturel, semblant indiquer que les individus les plus maigres se réveilleraient plus souvent, probablement pour reconstituer leurs réserves. Aucune association significative n'avait été relevée par South *et al.* (2020b) entre le poids à l'entrée hibernation et la durée des phases de réveil ou de torpeur mais ils notaient un plus grand nombre de réveils chez les individus les plus lourds au départ. Nos résultats pourraient suggérer que les individus les plus lourds se réveillent plus souvent et sortent d'hibernation plus tôt car ils n'ont pas particulièrement besoin d'économiser leur énergie, tandis que dans l'étude de South *et al.* (2020b) réalisée en centre de soins mais en enclos extérieur, les conditions seraient intermédiaires se rapprochant davantage des conditions propres à l'environnement naturel, excepté la mise à disposition d'aliment. Dans notre cas, les conséquences étaient que plus les hérissons étaient lourds à l'entrée en hibernation, plus ils perdaient du poids (premier hiver), ce qui va à l'inverse des données de South *et al.* (2020b) (Figure 46 et Figure 49).

Figure 49 : Perte de poids quotidienne en fonction du poids à l'entrée en hibernation (South *et al.*, 2020b).



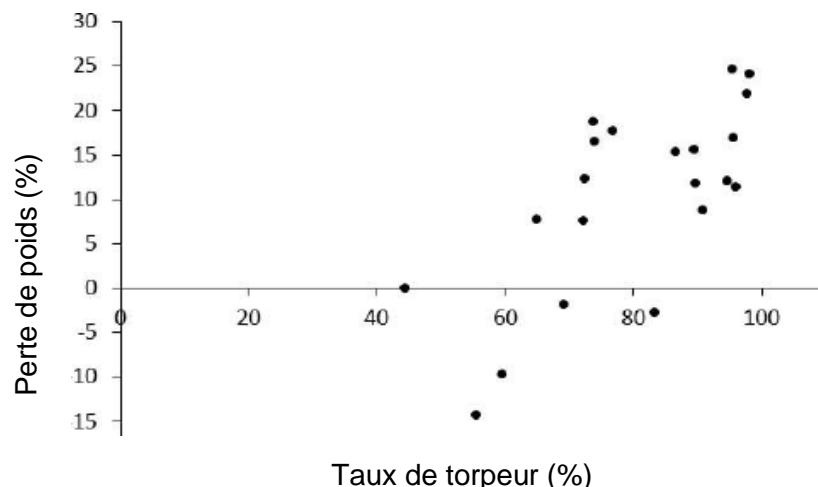
Les paramètres de l'hibernation n'étaient pas significativement corrélés au score de Bunnel (Bunnel, 2002) évaluant l'état corporel des animaux dans notre échantillon. On aurait pu s'attendre à ce qu'il soit autant voire mieux corrélé aux différents paramètres évoqués ci-dessus que le poids à l'entrée en hibernation. En effet il constitue *a priori* un meilleur reflet de l'état des réserves adipeuses du hérisson jouant probablement un rôle de signal dans l'hibernation. L'absence de résultat significatif peut venir du fait que sa mesure est finalement plus imprécise que la pesée, étant opérateur-dépendante.

L'étude des corrélations semble indiquer qu'une durée d'hospitalisation préalable à l'hibernation prolongée semblait être associée à un taux de torpeur plus important mais une durée d'hibernation plus faible. Les durées des phases de réveil et des cycles torpeur-réveil semblaient d'autant plus courtes que la durée d'hospitalisation était longue. Une hospitalisation prolongée rendrait plus probables une prise de poids accrue et un meilleur état de santé bien que ces paramètres n'aient pas été significativement corrélés au temps d'hospitalisation.

Sous l'hypothèse d'absence de biais d'association, il y a des chances qu'il existe une association réelle entre poids en fin d'hibernation et durée des phases de torpeur, de réveil et taux de torpeur. Les hérissons de notre étude qui sont demeurés les plus actifs pendant l'hibernation (réveils plus longs, torpeurs plus courtes) ont pris effectivement davantage de poids et ce d'autant plus le second hiver, après que les quantités d'aliment distribué avaient été augmentées. Nous avons alors étudié plus spécifiquement le gain de poids des hérissons car la majorité d'entre eux grossissaient pendant l'hibernation contrairement à ce que l'on constate en milieu naturel. Les résultats obtenus sont similaires entre poids final (fin d'hibernation) et gain de poids quotidien avec cependant des durées de cycle torpeur-réveil probablement plus longues quand la prise de poids quotidienne augmente et une date de sortie plus tardive lorsque le poids en fin d'hibernation est plus important. En milieu naturel, ce sont les individus qui se réveillent le moins fréquemment qui perdent le moins de poids (Bearman-Brown *et al.*, 2020). En centre de soins (South *et al.*, 2020b ; cette étude), une hibernation prolongée était associée à une plus grande perte de poids (absence de résultat significatif dans notre étude) mais un taux de torpeur plus élevé était associé avec une perte de poids plus importante comme dans notre étude (Figure 48 et

Figure 50). Les réveils sont très exigeants en matière d'énergie (Laukola, 1980 ; Klug et Brigham, 2015). Le fait de fournir de l'aliment aux hérissons en hibernation en centre de soins contrebalance probablement ces dépenses et leur permet même de prendre du poids.

Figure 50 : Perte de poids (%) en fonction du taux de torpeur (%) des hérissons (South *et al.*, 2020b).



Les hérissons seraient capables de survivre à une perte de 44 % de leur poids initial entre le début et la fin de leur hibernation en milieu naturel (Gazzard et Baker, 2020). La perte de poids maximale observée dans notre étude a atteint - 27 %, et cet individu a survécu puis a été relâché sans ré-hospitalisation. La médiane de gain de poids a été de + 10 à 12 % entre le début et la fin d'hibernation selon les hivers, soit + 1 à 2 g par jour. Une perte moyenne de 17 % a été rapportée par Haigh (2011) en milieu naturel, en Irlande, alors que, sous des climats plus froids, elle serait d'environ - 30 % (Jensen, 2004 ; Rautio, 2014). Cependant, même dans des conditions rigoureuses, certains individus étaient moins impactés que d'autres, un individu danois n'avait, par exemple perdu que 4,5 % de son poids (Jensen, 2004). En centre de soins, South *et al.* (2020b) obtenaient une perte de poids d'environ 1,18 g par jour sur leurs animaux placés en extérieur. *A contrario*, au CEDAF, nous avons observé des records de croissance de 89 % au cours de l'hibernation et de 15 g par jour, *maxima* obtenus sur deux individus distincts. Un climat plus doux (Cherel *et al.*, 1995) et la mise à disposition d'aliment pourraient expliquer les résultats globaux de cette étude car nous avons notamment vu que la quantité d'aliment disponible à l'entrée en hibernation pouvait impacter la torpeur des hérissons. La quantité de croquettes proposées expliquerait en grande partie les différences de prise de poids entre les deux hivers, accentuée par des dérangements plus fréquents, par la pesée hebdomadaire, incitant certains hérissons à aller se nourrir après avoir été « réveillés ».

Le premier hiver, les femelles maigrissaient légèrement alors que les mâles gagnaient du poids générant une différence significative entre les sexes. Morris (1969) et Haigh (2011) ont obtenu des différences allant dans le même sens. Les individus les plus lourds initialement grossissaient moins, sans qu'il y ait de différence significative entre les juvéniles et les adultes. Des différences sont pourtant rapportées selon l'âge dans la littérature scientifique (Jensen, 2004). Walhovd (1979) et Haigh (2011) ont relevé que les individus les plus lourds (au-delà de 1000 g) perdaient souvent plus de poids. Malgré une absence de différence significative, les individus semblent avoir pris davantage de poids au cours de leur hibernation le second hiver, probablement en lien avec l'augmentation de la ration alimentaire. Fowler (1988a) a observé une perte de poids atténuée entre janvier et avril, alors que nous avons enregistré, de façon similaire une augmentation des poids plus franche à partir de fin février le premier hiver et dès janvier au cours du second.

La durée d'hibernation au CEDAF n'était pas significativement corrélée à la proportion de jours de torpeurs pendant l'hibernation contrairement à l'étude de South *et al.* (2020b). Cette différence pourrait s'expliquer par la divergence de définition entre les deux études concernant la fin d'hibernation : South *et al.* (2020b) ont considéré que la fin de l'hibernation était établie sur la base de cinq nuits de réveil consécutives alors que, pour notre part, l'hibernation individuelle prenait fin au dernier jour de torpeur constaté. Nous pouvons donc avoir des durées d'hibernation plus longues et des durées de réveil supérieures, incluses dans les hibernations relevées au CEDAF.

Le taux de mortalité a été de 2 à 5 % selon les hivers et plus faible la seconde année. Ces valeurs sont bien inférieures à celles évoquées dans la littérature scientifique survenant en milieu naturel (Parkes, 1975 ; Kristiansson, 1990 ; Haigh, 2011) excepté dans l'étude de Bearman-Brown *et al.* (2020) où une mortalité réduite était intervenue seulement avant ou après l'hibernation. Cette faible mortalité s'explique par les critères de mise en hibernation requérant des animaux sains ayant atteint un poids minimal, par une surveillance quotidienne en cours d'hibernation conduisant à des ré-hospitalisations en cas de nécessité, et par les conditions d'hébergement qui protègent les hérissons vis-à-vis des aléas climatiques et des prédateurs. Les causes majeures de mortalité au cours de l'hibernation en milieu naturel sont en effet la prédation, les inondations, le froid associé à

des réserves adipeuses insuffisantes, la destruction des *hibernacula* par l'homme etc. Ces causes sont de fait évitées dans notre cas. Un organisme affaibli pourrait également être plus sensible aux infections notamment au moment des phases de réveils ou en sortie d'hibernation car la plupart des agents pathogènes sont incapables de se multiplier à basse température. Le premier hiver, les hérissons morts avaient perdu entre 8 et 31 % de leur poids par rapport à leur premier jour en secteur « hibernation », celui ayant maigri le plus ayant déjà commencé à en perdre avant même d'entrer en hibernation. Certains ont succombé peu de temps après une chute de température ambiante, ce qui a pu précipiter leur fin. Tous ces hérissons ont présenté une proportion importante de torpeur, avec toutefois des phases de durées plus courtes, dans les jours précédant leur mort. Trois hérissons autopsiés ont probablement succombé suite à des infections respiratoires d'expressions variées (pyothorax, abcès pulmonaires, pneumonie interstitielle) associées à des atteintes d'autres organes (foie par exemple). Un individu mort la deuxième année avait présenté de la diarrhée ayant entraîné une déshydratation associée à un amaigrissement. Une étiologie très fréquente des affections pulmonaires chez cette espèce sont les nématodes pulmonaires *Crenosoma striatum* ou *Capillaria spp*, ce dernier pouvant également provoquer des affections digestives (Gaglio *et al.*, 2010 ; Rasmussen *et al.*, 2021).

Des individus ont principalement été ré-hospitalisés pour des anomalies de poids, souvent suite à des pertes excessives mais également pour obésité (deuxième hiver seulement dans ce cas). Ceci est possiblement à mettre en lien avec l'augmentation de la ration alimentaire qui pourrait susciter des réveils plus fréquents et une prise alimentaire accrue, que ce soit par repas ou globale. Les individus ont été plus souvent ré-hospitalisés le deuxième hiver du fait d'un meilleur suivi du poids et des anomalies cliniques rapportés par les équipes en charge à la vétérinaire du centre.

C. Applications concrètes et perspectives de recherches

Il est déconseillé de relâcher les hérissons au cours de l'hiver car ceux-ci n'ont alors pas pu se préparer à l'hibernation (constitution de réserves adipeuses et construction d'*hibernacula*). En conséquence, les centres de soins conservent ces animaux pendant la saison froide et peuvent les faire hiberner le cas échéant. Pour limiter les risques associés, il est cependant important de vérifier leur aptitude à hiberner, de suivre régulièrement leur poids, de leur fournir eau et aliments et de leur permettre de s'abriter. S'ils sont placés en enclos extérieur, il importe de mettre à leur disposition un abri suffisamment solide et lourd ainsi que des matériaux malléables comme des feuilles sèches ou un équivalent comme des morceaux de papier journal découpés en lanière (South *et al.*, 2020b) pour leur permettre de constituer leurs *hibernacula* stratifiés et isolants. Les substrats disponibles doivent être d'autant plus similaires aux feuilles mortes sèches - idéales en milieu naturel - que le support fourni les protège mal de la pluie ou du vent. Sinon, il est possible de placer les hérissons dans une pièce fermée non chauffée, comme c'était le cas dans notre étude. La température ambiante peut être contrôlée par un chauffage d'appoint en cas de températures négatives notamment, car les hérissons pourraient être amenés à se réveiller pour éviter le gel de leur organisme. En intérieur, à l'abri de la pluie et du vent, il demeure préférable de proposer un abri et des matériaux (feuilles sèches, morceaux de journal ou paille hachée) pour remplir ce dernier. Nous avons vérifié que d'une part, les hérissons placés dans le local du CEDAF utilisaient effectivement leurs nids pour hiberner et que, d'autre part, les températures mesurées dans un abri rempli de paille pouvaient être supérieures à celles enregistrées à l'extérieur de celui-ci.

La précédente et unique étude sur l'hibernation des hérissons réalisée en centre de soins utilisait les critères suivant pour décider de la mise en hibernation, en extérieur, de leurs hérissons (South *et al.*, 2020b). :

- Animal sain, ayant terminé ses traitements au moins une semaine avant le transfert ;
- Poids minimal de 600 g ;
- Bon état corporel c'est-à-dire de forme sphérique lors de la mise « en boule » ;
- Coproscopie négative.

Ces critères correspondent globalement à ce qui avait été décidé pour le troisième hiver au CEDAF, où l'état corporel était apprécié par le score de Bunnel (satisfaisant si supérieur au seuil de 0,8). Le poids minimal proposé par cette étude anglaise est intermédiaire entre notre protocole initial (2017-2018) et celui instauré au cours du deuxième hiver (2018-2019). Le rajout de la coproscopie semble nécessaire au vu des autopsies réalisées qui montraient notamment des lésions du système respiratoire. Il serait cependant très utile de disposer de davantage de résultats en systématisant les autopsies des individus morts en hibernation pour établir une liste des causes majoritaires de mortalité associées, de mieux caractériser les effets potentiels de l'hibernation sur l'état de santé des animaux, et ainsi pouvoir éventuellement rajouter des critères d'entrée en hibernation.

Les réveils ont été identifiés au CEDAF sur la base de la consommation alimentaire, de la production de fèces et de l'observation directe de l'activité des individus. South *et al.* (2020b) ont également relevé la présence de fèces vert foncé comme indicateur du début de l'hibernation puis l'observation de stigmates de dérangement de l'emplacement (prise alimentaire, production de fèces et étalement de la litière) comme autres marqueurs de réveil. Ils n'ont par contre pas quantifié par la quantité de croquettes consommées, ce qui les privait d'un critère précis d'évaluation de l'état de torpeur et qui ne permet pas de discuter du choix de la quantité distribuée.

South *et al.* (2020b) ont instauré des pesées avant et après l'hibernation mais pas plus de deux, voire aucune en cours de l'hibernation (toutes les six semaines, en comptant à partir du premier jour de l'hibernation). Evaluer le premier jour d'hibernation de chaque individu nécessitait une évaluation individuelle de l'état de torpeur du hérisson, ce qui était possible avec leur effectif restreint mais qui peut s'avérer plus compliqué en cas d'effectifs plus importants comme dans notre centre. Dans notre étude, les pesées étaient initialement (premier hiver) espacées d'une semaine à un mois en fonction des opportunités de découvertes d'individus en éveil afin de respecter les phases de torpeur, les hérissons les plus actifs pouvant être ainsi pesés plus fréquemment. Les pesées, notamment dans le cas du CEDAF où les effectifs étaient nombreux, étaient subordonnées à l'observation fortuite d'individus actifs. Il aurait pu s'avérer judicieux de former les personnes soignant les hérissons en hibernation à mieux évaluer l'état de torpeur afin de détecter davantage de hérissons en phase de réveil et réaliser ainsi un meilleur suivi du poids par des pesées plus fréquentes. La mise en place d'une pesée hebdomadaire systématique ne tenant pas compte de l'état (torpeur versus réveil) du hérisson a été décidée au cours du deuxième hiver pour palier la fréquence insuffisante des pesées et simplifier la procédure, mais nous avons montré que ces manipulations perturbaient de nombreux hérissons en phase de torpeur. Une optimisation du protocole pourrait consister à peser les hérissons une fois par semaine pendant ou juste après une période de réveil. En effet, les hérissons se trouvant dans la première moitié de leur phase de torpeur ne sembleraient pas affectés par des manipulations (Kristoffersson et Soivio, 1967). En l'absence de réveil mis en évidence chez un hérisson pendant deux semaines à un mois, selon le risque

encouru par l'individu (seuil de poids minimum retenu) et la politique du centre de soins, une pesée d'office pourrait être décidée pour permettre le suivi de son poids. En la matière, la politique adoptée par South *et al.* (2020b) soit aucune pesée à une pesée toutes les six semaines au cours de leur hibernation n'a eu aucune répercussion négative que ce soit en matière de mortalité rapportée ou même de ré-hospitalisation. Une réaffectation en hospitalisation pourrait être décidée lorsque le poids descend sous le seuil minimal requis à l'entrée en hibernation (cette étude), ou pour un seuil inférieur puisqu'une perte de poids est attendue en hibernation (400 g dans l'étude de South *et al.* (2020b)), ou en évaluant la variation de poids depuis le début de l'hibernation lors d'une perte jusqu'à une limite maximale de 30 %. Pour limiter les dérangements, il faudrait également éviter de nettoyer les clapiers en dehors de ces périodes et ne les nettoyer que si cela est nécessaire car il est possible que la longueur du dérangement influe également sur l'état de torpeur du hérisson voire également sur les voisins.

La distribution de croquettes pour chat semble faire consensus, mais la marque utilisée par South *et al.* (2020b) n'est pas mentionnée. Elles conviennent à la nutrition à court ou moyen termes du hérisson et conservent un état suffisant permettant d'éviter le gaspillage lorsqu'un individu ne mange pas pendant plusieurs jours. La pesée de l'aliment et des restes s'avère utile pour évaluer l'état de torpeur des hérissons. La quantité distribuée initialement influe probablement sur l'état physiologique de l'animal, en déclenchant une torpeur plus profonde dans les semaines suivantes lorsque la ressource trophique initiale est plus faible (30 par rapport à 50 g) ; une plus grande quantité pourrait stimuler des réveils plus fréquents. Ainsi, distribuer une trop grande quantité d'aliment risque d'aller à l'encontre des objectifs d'économie de temps, d'argent et de respect des rythmes biologiques annuels de la mise en hibernation des hérissons en centre de soins, car ceux-ci consommeront une plus grande quantité par repas, plus souvent (davantage de repas sur la période d'hibernation) et saliront davantage leur emplacement. De plus l'obésité constitue un risque non négligeable chez les individus sains manifestant peu d'épisées de torpeur ou étant sortis précocement d'hibernation car l'organisme à ce moment est physiologiquement capable de constituer rapidement des réserves lipidiques (Fowler, 1988a ; Vignault *et al.*, 1996) comme observé dans notre étude. Il est donc préférable de distribuer des croquettes dans la limite de 30 g initialement puis d'adapter les quantités à chaque individu selon l'évolution de son poids. Si 50 g de croquettes constituent la ration de base, il est nécessaire de réduire les quantités lorsque les individus gagnent du poids ou dépassent un certain seuil à l'instar de ce qui avait été décidé pour le troisième hiver soit un passage à 40 g de croquettes dès que le poids corporel atteignait 1 kg et à 30 g pour 1,1 kg. Lorsque le hérisson n'arrivait pas à se mettre complètement en boule, ce qui correspond à un individu obèse et qui rendait son relâcher inenvisageable, il était restreint à 30 g de croquettes hypocaloriques. Le suivi des restes et de l'état de torpeur du hérisson pourrait également permettre de surveiller davantage, par la pesée par exemple, un individu se réveillant mais ne mangeant que peu voire pas du tout.

Noter et rapporter tous les troubles cliniques éventuels à la personne supervisant l'hibernation est important. Ainsi un individu présentant de façon sporadique une toux, une diarrhée ou tout autre signe de maladie pourrait être examiné voire réhospitalisé si nécessaire ou pesé plus fréquemment. Le « cahier de bord » mis en place dès le deuxième hiver a ainsi permis un meilleur suivi.

Le Tableau 45 résume les recommandations détaillées ci-dessus en les comparant au protocole de South *et al.* (2020b) et au déroulement de l'hibernation naturelle.

Tableau 45 : Comparaison des recommandations proposées avec le protocole de South et al. (2020b) et le déroulement de l'hibernation naturelle.

	Milieu naturel	Protocole de South et al. (2020b)	Recommandations finales
Mis en place avant l'hibernation	Prise de poids Construction <i>hibernaculum</i> Torpeurs journalières	Abri extérieur avec morceaux de papier journal Animal sain, ayant terminé ses traitements au moins une semaine avant le transfert Poids minimal de 600 g Bon état corporel c'est-à-dire de forme sphérique lors de la mise « en boule » Coproscopie négative	Fournir abri et matériau pour le nid Animal sain, ayant terminé ses traitements au moins une semaine avant le transfert Poids minimal de 600 g Bon état corporel ou score de Bunnel supérieur à 0,8 Coproscopie négative
Alimentation	Selon la disponibilité	Croquettes pour chat (non mesurées)	30 g de croquettes pour chat (RC365), augmentées selon les besoins (par exemple 40 g de croquettes dès que le poids corporel a baissé de 10 % et à 50 g pour 20 %)
Réveils	Périodiques selon l'environnement, avec ou sans sortie de l' <i>hibernaculum</i>	Observation du hérisson en activité, prise alimentaire « nette » (non quantifiée), dérangement de la litière, ou production de fèces	Observation du hérisson en activité, prise alimentaire (quantifiée), dérangement de la litière si visualisable, ou production de fèces
Poids	Peut survivre jusqu'à 44 % de perte	Pesée toutes les 6 semaines (une année sans pesée). Ré-hospitalisation si inférieur à 400 g	Pesée toutes les deux semaines (maximum un mois) pendant des jours d'activité en tenant compte de tous les critères. Adaptable selon le risque encouru par les individus. Ré-hospitalisation si perte de 30 % du poids ou poids inférieur à 500 ou 400 g
Santé	Mortalité fréquente, plus souvent de cause externe qu'interne	/	Suivi des anomalies cliniques pour permettre une modification de la prise en charge (ré-hospitalisation par exemple) et autopsies des morts

Dans des études futures, il serait intéressant d'évaluer la quantité optimale d'aliment à distribuer pour permettre une hibernation sécurisée mais suffisamment profonde grâce à un protocole plus précis, adapté pour cette évaluation, utilisant notamment des caméras et/ou des techniques non invasives de mesure de la température corporelle. Des investigations pourraient être poursuivies pour estimer de façon plus précise les variations des paramètres de l'hibernation

causées par des caractéristiques individuelles comme le sexe, l'âge, le poids, et surtout l'état de santé en cours d'hibernation pour essayer de davantage prédire et donc prévenir la mortalité dans ce secteur d'une part et optimiser les conditions de réalisation de l'hibernation artificielle en centre de soins d'autre part.

Conclusion

L'hibernation des hérissons d'Europe est un sujet d'intérêt pour les centres de soins de la faune sauvage en tant qu'étape indispensable au passage de la saison froide. Cette aptitude physiologique a été étudiée sous différents aspects et dans différents contextes, en milieu naturel ou sous conditions environnementales contrôlées artificiellement, mais très peu en centre de soins (une seule publication scientifique à ce jour) qui font hiberner chaque année une partie de leurs hérissons. Les mécanismes sous-jacents à cette hibernation sont moins bien caractérisés que chez certaines espèces de mammifères hibernants, même si les connaissances accumulées sur ces derniers peuvent nous permettre d'extrapoler des mécanismes chez le hérisson.

L'étude que nous avons entreprise a permis d'étudier certains paramètres pouvant expliquer des variations individuelles de l'hibernation, plus ou moins déjà connus comme le sexe, l'âge, le poids ou l'état de santé. Ces résultats restent à confirmer par des études ultérieures car les évolutions de notre protocole mises en place pour préserver les animaux n'ont pas permis une étude aussi précise qu'initialement souhaitée de chaque paramètre. Des connaissances additionnelles pourraient permettre de surveiller plus minutieusement en les ciblant les individus à risque, en identifiant davantage les comportements associés à une mauvaise santé par exemple.

Des résultats plus probants concernent des paramètres externes aux individus. La température ambiante, dans la gamme de températures relevée au cours des différentes saisons de cette étude, était corrélée négativement au nombre de hérissons en torpeur, ce qui confirme les données de la littérature scientifique. La manipulation des hérissons à fins de pesée entraînait des réveils réduisant de moitié la proportion d'animaux en phase de torpeur. La quantité d'aliment à disposition du hérisson pourrait également influer sur son état de torpeur : une quantité plus faible distribuée en début d'hibernation favorisait la torpeur et une quantité plus importante apportée en cours d'hibernation pourrait augmenter la probabilité de réveil même si ceci reste à confirmer par des travaux ciblés.

Cette étude nous a permis de souligner des différences entre hibernation en centre de soins d'une part et en milieu naturel d'autre part. Par exemple, le fait de fournir de la nourriture aux hérissons limite leur perte de poids et les variations pondérales afférentes ne semblent plus corrélées à la fréquence des réveils comme en milieu naturel. En centre de soins la préparation du hérisson à l'hibernation est très limitée si bien que des critères peuvent être mis en place pour décider de sa capacité à être placé en conditions d'hibernation. De tels critères ainsi que des conseils relatifs au suivi, aux conditions d'hébergement et d'alimentation ont pu être élaborés, même s'ils devront être adaptés en tenant compte de l'évolution des connaissances sur cette espèce, aux capacités de chaque centre de soins et aux conditions environnementales locales.

Liste des références bibliographiques

- AMORI G. (2016) Western European Hedgehog. In *IUCN Red List of Threatened Species*. [<https://www.iucnredlist.org/species/29650/2791303>] (consulté le 17/10/2021).
- ANDREWS M.T. (2007) Advances in molecular biology of hibernation in mammals. *BioEssays* 29(5), 431–440
- BALDWIN M. (2020a) European Hedgehog Breeding Biology - Oestrous & Gestation. In *Wildlife Online*. [<https://www.wildlifeonline.me.uk/animals/article/european-hedgehog-breeding-biology-season-courtship>] (consulté le 12/11/2020).
- BALDWIN M. (2020b) European Hedgehog Hibernation. In *Wildlife Online*. [<https://www.wildlifeonline.me.uk/animals/article/european-hedgehog-hibernation>] (consulté le 10/11/2020).
- BEARMAN-BROWN L.E., BAKER P.J., SCOTT D., et al. (2020) Over-winter survival and nest site selection of the west-european hedgehog (*Erinaceus europaeus*) in arable dominated landscapes. *Animals* 10(9), 1449
- BOUMA H.R., CAREY H.V., KROESE F.G.M. (2010) Hibernation: the immune system at rest? *J. Leukoc. Biol.* 88(4), 619-624
- BOUMA H.R., DUGBARTEY G.J., BOEREMA A.S., et al. (2013) Reduction of body temperature governs neutrophil retention in hibernating and nonhibernating animals by margination. *J. Leukoc. Biol.* 94(3), 431-437
- BUNNEL T. (2002) The assessment of british hedgehog [*Erinaceus europaeus*] casualties on arrival and determination of optimum release weights using a new index. *J. Wildlife Rehabil.* 25(4), 11-21
- CHEREL Y., EL OMARI B., LE MAHO Y., SABOUREAU M. (1995) Protein and lipid utilization during fasting with shallow and deep hypothermia in the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*). *J. Comp. Physiol. B* 164, 653-658
- CLAUSEN G., ERSLAND A. (1968) The respiratory properties of the blood of the hibernating hedgehog *Erinaceus europaeus* L. *Resp. Physiol.* 5(2), 221-233
- CLAUSEN G., STORESUND A. (1971) Electrolyte Distribution and Renal Function in the Hibernating Hedgehog. *Acta Physiol. Scand.* 83(1), 4-12
- CRISTINELLI A. (2006) Torpeur et hibernation chez les vertébrés homéothermes. Thèse Méd. Vét. Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort
- DENAES C. (2019) Etude épidémiologique et enjeux de la dermatophytose chez les hérissons européens (*Erinaceus europaeus*) accueillis en 2016 au centre de soins de la faune sauvage d'Alfort (CEDAF). Thèse Méd. Vét. Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort
- DIATROPTOV M.E., RUTOVSKAYA M.V., KUZNETSOVA E.V., et al. (2019) Infradian and ultradian rhythms of body temperature resumption during hibernation. *Bull. Exp. Biol. Med.* 168(2), 291-294
- FOWLER P.A. (1988a) Seasonal endocrine cycles in the European hedgehog, *Erinaceus europaeus*. *J. Reprod. Fertil.* 84, 259-272
- FOWLER P.A. (1988b) Thermoregulation in the female hedgehog, *Erinaceus europaeus*, during the breeding season. *J. Reprod. Fertil.* 82, 285-292
- FOWLER P.A., RACEY P.A. (1990) Daily and seasonal cycles of body temperature and aspects of heterothermy in the hedgehog *Erinaceus europaeus*. *J. Comp. Physiol. B* 160, 299-307
- FRANCESCHI C., FORCONI G., PEROCCO P., MARCO A.T.D., PRODI G. (1972) Reticuloendothelial system activity and antibody formation in hibernating hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *J. Exp. Zool.* 180(1), 105-115
- GAGLIO G., ALLEN S., BOWDEN L., BRYANT M., MORGAN E.R. (2010) Parasites of European hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) in Britain: epidemiological study and coprological test evaluation. *Eur. J. Wildlife Res.* 56, 839-844

- GAZZARD A., BAKER P.J. (2020) Patterns of feeding by householders affect activity of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) during the hibernation period. *Animals* 10(8), 1344
- GEISER F. (2013) Hibernation. *Curr. Biol.* 23(5), R188-R193
- GEISER F., RUF T. (1995) Hibernation versus daily torpor in Mammals and Birds: Physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiol. Zool.* 68(6), 935-966
- HAIGH A. (2011) The ecology of the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) in rural Ireland. Ph.D. (Zoology). University College Cork
- HOECK H.N. (1987) Hedgehog mortality during hibernation. *J. Zool.* 213(4), 755-757
- HOO-PARIS R., CASTEX C., SUTTER B.Ch.J. (1978) Plasma glucose and insulin in the hibernating hedgehog. *Diabetes Metab.* 4(1), 13-18
- HOO-PARIS R., HAMSANY M., SUTTER B.Ch.J., ASSAN R., BOILLOT J. (1982) Plasma glucose and glucagon concentrations in the hibernating hedgehog. *Gen. Comp. Endocr.* 46(2), 246-254
- INSTITUT PIERRE LOUIS D'EPIDÉMIOLOGIE ET DE SANTÉ PUBLIQUE (2017) Tests statistiques en ligne. In *BiostaTGV*. [<https://biostatgv.sentiweb.fr/?module=tests>] (consulté le 29/10/2021).
- IRISH WILDLIFE MATTERS (2021) Hedgehog. In *Irish Wildlife Matters*. [<http://irishwildlifematters.ie/animals/hedgehog/>] (consulté le 02/11/2021).
- JAUFOMAR (2008) UCP1. In *Registry of Standard Biological Parts*. [http://parts.igem.org/Part:BBa_K141000] (consulté le 14/07/2021).
- JENSEN A. (2004) Overwintering of European hedgehogs *Erinaceus europaeus* in a Danish rural area. *Acta Theriol.* 49, 145-155
- KLUG B.J., BRIGHAM R.M. (2015) Changes to metabolism and cell physiology that enable mammalian hibernation. *Springer Sci. Rev.* 3, 39-56
- KRAMM Ch., SATTRUP G., BAUMANN R., BARTELS H. (1975) Respiratory function of blood in hibernating and non-hibernating hedgehogs. *Resp. Physiol.* 25(3), 311-318
- KRISTIANSSON H. (1990) Population variables and causes of mortality in a hedgehog (*Erinaceous europaeus*) population in southern Sweden. *J. Zool.* 220(3), 391-404
- KRISTOFFERSSON R., SOIVIO A. (1964) Studies on the periodicity of hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.): I. A comparison of induced hypothermia in constant ambient temperatures of 4.5 and 10°C. *Ann. Zool. Fenn.* 1(4), 370-372
- KRISTOFFERSSON R., SOIVIO A. (1967) Studies on the periodicity of hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.): II. Changes of respiratory rhythm, heart rate and body temperature at the onset of spontaneous and induced arousals. *Ann. Zool. Fenn.* 4(4), 595-597
- LAUKOLA S. (1980) Seasonal changes in the fatty acid spectrum of the hedgehog's white and brown adipose tissue. *Ann. Zool. Fenn.* 17(3), 191-201
- LAURENT G. (2018) Création d'un nouveau dossier clinique permettant l'amélioration de la prise en charge des animaux de la faune sauvage européenne reçue au Centre d'Accueil de la Faune Sauvage (CEDAF), ainsi que l'enregistrement et le traitement statistique des données de l'année 2017. Thèse Méd. Vét. Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort
- MELVIN R.G., ANDREWS M.T. (2009) Torpor induction in mammals: Recent discoveries fueling new ideas. *Trends Endocrin. Metab.* 20(10), 490-498
- MENNESSIER K. (2013) Mode de vie et alimentation du hérisson (*Erinaceus europaeus*). Thèse Méd. Vét. Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
- MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE LA PÈCHE, MINISTÈRE DE L'ÉCOLOGIE ET DU DÉVELOPPEMENT DURABLE (2007) Arrêté du 23 avril 2007 fixant la liste des mammifères terrestres protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection NOR : DEVN0752752A. In *Légifrance*. [<https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000000649682/>] (consulté le 10/06/2021).
- MINISTÈRE DE L'ÉCOLOGIE, DU DÉVELOPPEMENT DURABLE ET DE L'ÉNERGIE (2016) Note du 22 janvier 2016 relative aux établissements qui pratiquent des soins sur les animaux de la faune sauvage. In *Légifrance*. [https://www.legifrance.gouv.fr/circulaire/id/40573?init=true&page=1&query=centre+de+soins+sauvage&searchField=ALL&tab_selection=all] (consulté le 10/06/2021).

- MINISTÈRE DE L'ENVIRONNEMENT (1993) Instruction PN/S2 n° 93-3 du 14/05/93 relative à la mise en œuvre des dispositions de l'arrêté du 11 septembre 1992 relatif aux règles générales de fonctionnement et aux caractéristiques des installations des établissements qui pratiquent des soins sur les animaux de la faune sauvage en vue de leur insertion ou de leur réinsertion dans la nature. *In AIDA*. [https://aida.ineris.fr/consultation_document/32719] (consulté le 10/06/2021).
- MINISTÈRE DE L'ENVIRONNEMENT, MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE LA FORêt (1992) Arrêté du 11/09/92 relatif aux règles générales de fonctionnement et aux caractéristiques des installations des établissements qui pratiquent des soins sur les animaux de la faune sauvage NOR: ENVN9250300A. *In AIDA*. [https://aida.ineris.fr/consultation_document/31414] (consulté le 10/06/2021).
- MORRIS P. (1969) Some aspects of the ecology of the Hedgehog (*Erinaceus europaeus*). Ph.D. (Zoology). University of London
- MORRIS P. (1973) Winter nests of the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). *Oecologia* 11, 299-313
- MORRIS P., BERTHOUD G. (1992) La vie du hérisson. Neuchâtel, Delachaux & Niestlé
- OLIVIER J.-L. (2013) Rôle énergétique des glucides : glycolyse et néoglucogenèse, Cours de L1, Faculté de Médecine. Université de Lorraine
- PARKES J. (1975) Some aspects of the biology of the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) in the Manawatu, New Zealand. *New Zeal. J. Zool.* 2(4), 463-472
- RANSON R.M. (1941) New laboratory animals from wild species. *J. Hyg. (Lond.)* 41(2), 131-138
- RASMUSSEN S.L., BERG T.B., DABELSTEEN T., JONES O.R. (2019) The ecology of suburban juvenile European hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) in Denmark. *Ecol. Evol.* 9, 13174-13187
- RASMUSSEN S.L., HALLIG J., VAN WIJK R.E., PETERSEN H.H. (2021) An investigation of endoparasites and the determinants of parasite infection in European hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) from Denmark. *Int. J. Parasitol.* 16, 217-227
- RAUTIO A. (2014) On the northern edge – ecology of urban hedgehogs in eastern Finland. Dissertation thesis in Forestry and Natural Sciences. Department of Biology at the University of Eastern Finland, n°135
- REEVE N.J. (1981) A field study of the hedgehog (*Erinaceus europaeus*) with particular reference to movements and behaviour. Ph.D. (Zoology). Royal Holloway, University of London. Department of Biological Sciences
- RODA E., BOTTONE M.G., INSOLIA V., BARNI S., BERNOCCHI G. (2017) Changes in the cerebellar cytoarchitecture of hibernating hedgehog *Erinaceus europaeus* L. (Mammalia): an immunocytochemical approach. *Eur. Zool. J.* 84(1), 496-511
- RUTOVSKAYA M., DIATROPOV M., KUZNETSOVA E., et al. (2019) The dynamics of body temperature of the Eastern European hedgehog (*Erinaceus roumanicus*) during winter hibernation. *Biology Bull.* 46, 1136-1145
- SABOUREAU M., EL OMARI B. (1993) Effect of light entrainment and temperature on the reproductive cycle in the male hedgehog (*Erinaceus europaeus*). *Reproduction* 99(2), 497–504
- SAVOURÉ-SOUBELET A. (2018) *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758 - Hérisson d'Europe. *In Inventaire National du Patrimoine Naturel*. [https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/60015] (consulté le 10/06/2021).
- SIUTZ C., FRANCESCHINI C., MILLESI E. (2016) Sex and age differences in hibernation patterns of common hamsters: adult females hibernate for shorter periods than males. *J. Comp. Physiol. B* 186, 801-811
- SMITH A.J. (1999) Husbandry and Nutrition of Hedgehogs. *Vet. Clin. N. Am. Exot. Anim. Pract., Husbandry and Nutrition* 2(1), 127-141
- SOUTH K.E., HAYNES K., JACKSON A.C. (2020a) Diagnosis of hypothermia in the European hedgehog, *Erinaceus europaeus*, using infrared thermography. *J. Therm. Biol.* 90, 102574
- SOUTH K.E., HAYNES K., JACKSON A.C. (2020b) Hibernation patterns of the European hedgehog, *Erinaceus europaeus*, at a Cornish rescue Centre. *Animals* 10(8), 1418
- SPEAKMAN J. (1997) Factors influencing the daily energy expenditure of small mammals. *Proc. Nutr. Soc.* 56, 1119-1136

- SUOMALAINEN P. (1938) Production of Artificial Hibernation. *Nature* 142(3609), 1157
- SUOMALAINEN P., LEHTO E. (1952) Prolongation of clotting time in hibernation. *Experientia* 8, 65
- TÄHTI H., SOIVIO A. (1975) Blood gas concentrations, acid — base balance and blood pressure in hedgehogs in the active state and in hibernation with periodic respiration. *Ann. Zool. Fenn.* 12(3), 188-192
- TÄHTI H., SOIVIO A. (1977) Respiratory and circulatory differences between induced and spontaneous arousals in hibernating hedgehogs (*Erinaceus europaeus* L.). *Ann. Zool. Fenn.* 14(4), 198-203
- TOUTAIN P.L., RUCKEBUSCH Y. (1975) Arousal as a cyclic phenomenon during sleep and hibernation in the Hedgehog (*Erinaceus europaeus*). *Experientia* 31, 312-314
- VIGNAULT M.-P., SABOUREAU M., GRENOT C. (1996) Water turnover evaluated by the tritiated water method and by the nutritional method in European hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). *Comp. Biochem. Phys. A* 115(3), 187-194
- VIGNAULT M.-P., SABOUREAU M. (1993) Rythme d'activité chez le hérisson au cours de l'hibernation. *Rev. Eco. (Terre Vie)* 48, 109-120
- WALHOVD H. (1979) Partial arousals from hibernation in hedgehogs in outdoor hibernacula. *Oecologia* 40, 141-153
- WEBB P.I., ELLISON J. (1998) Normothermy, torpor, and arousal in hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) from Dunedin. *New Zeal. J. Zool.* 25(2), 85-90
- WERNER R., VENS-CAPPELL F. (1985) Changes in plasma cortisol during acute cold exposure in euthermic European hedgehogs: thermoregulatory role of the hypothalamo-pituitary-adrenal axis. *J. Comp. Physiol. B* 155, 219-226
- WILSON J., BUNNEL T. (2009) Growth rate in early and late litters of the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*). *Lutra* 52(1), 15-22
- YALDEN D.W. (1976) The food of the hedgehog in England. *Acta Theriol.* 21(30), 401-424

Annexe 1



CONSIGNES

GESTION DES HERISSONS EN HIBERNATION

Conditions de réalisation :

- Personnel : affecté en secteur réhabilitation
- Horaire : après-midi (14-17h)
- Une semaine de suivi démarre le lundi et se termine le dimanche

Procédure :

1. **Numéro de dossier CEDAF** : Sert à indiquer la correspondance par rapport au numéro de clapier du hérisson. **À reporter** d'une feuille à l'autre à chaque changement de feuille, c'est-à-dire **tous les lundis**. Pour les hérissons arrivant dans ce secteur, et mis **dans un clapier vide depuis le lundi**, inscrire le numéro de dossier du nouvel hérisson.

Si le hérisson est dans une cage et non un clapier et que des lignes sont rajoutées à la main en bas de tableau, écrire le numéro CEDAF du hérisson **en face de la bonne colonne !** (particulièrement à partir de janvier)

Bien préciser quel type de numéro est indiqué si une feuille supplémentaire est utilisée.

2. **Date** : à indiquer à côté du jour de la semaine correspondant
3. **Températures** :
 - Te : température extérieure, à relever sur le thermomètre à côté de la porte. Noter la température minimale ainsi que la température maximale. Remettre à 0 en appuyant sur le bouton.
 - Ti : température intérieure, à relever sur le thermomètre posé sur la table. Noter la température minimale ainsi que la température maximale. Remettre à 0 en appuyant sur le bouton.

Puis pour chaque animal :

4. **Pesée (une par semaine AU MAXIMUM)** : dès qu'un animal est vu actif à l'extérieur de son nid. Notez **le poids + la date de pesée** dans la colonne de gauche. **Ne pas peser si la case est déjà remplie** (= pesée déjà effectuée plus tôt dans la semaine).

Si le hérisson est en hibernation toute la semaine, il ne sera pas pesé ! (l'équipe encadrante transmettra chaque semaine les numéros des hérissons à peser exceptionnellement)

5. Alimentation :

- **Le lundi** : jeter les restes après les avoir pesés et remettre par défaut 30 g croquettes « neuves » chat adulte dans la gamelle (notez 30 g dans la colonne « Ajout »). Attention, certains hérissons peuvent avoir des rations plus importantes.
- **Le reste de la semaine** : peser les restes, le noter dans la colonne « restes » puis les remettre dans la gamelle et compléter à 30 g si besoin de croquettes chat adulte (notez le nombre de grammes ajoutés dans la colonne « ajout »).

Si la gamelle est souillée (déjections...) ou **renversée**, noter « J » (pour « jeter ») dans la colonne « restes », jeter le contenu de la gamelle puis la nettoyer avant de la remplir à nouveau (30 g de croquettes chat adulte, notez 30 g dans la colonne « ajout »).

6. Fèces : Cocher la case « F » si des selles sont présentes. Les retirer.

7. Activité : Cocher la case « A » si le hérisson est vu actif hors de son nid.

8. Nettoyage du clapier : Profiter de chaque pesée pour nettoyer la cage ou le clapier, de façon systématique. **Ne pas réveiller les hérissons qui hibernent !**

Cahier de bord

Indiquer chaque événement inhabituel dans le cahier de bord : maladie (fécès vertes, toux...), perturbation de l'hibernation...

Cas particuliers :

- I. Lors de l'**arrivée** d'un nouvel hérisson, indiquer la date d'arrivée, dans quel clapier celui-ci est mis, et son numéro CEDAF dans la colonne « événement » à côté de la mention « arrivée ».
- II. Lors du départ d'un hérisson (**fugue, relâcher, remontée en hospitalisation...**), indiquer la date d'arrivée, dans quel clapier celui-ci était et dans la colonne « événement » : de quel type de départ il s'agit et le numéro CEDAF du hérisson.
- III. **Si le hérisson est dans une cage et non dans un clapier, bien le préciser dans la colonne « N°clapier »**

Annexe 2



PROCEDURE TECHNIQUE N°001 (PT-001) GESTION DES HERISSONS EN HIBERNATION

Objet :

- 1- Assurer un suivi quotidien des animaux hébergés dans ce secteur
- 2- Enregistrer des données qui seront exploitées dans le cadre de la thèse de doctorat vétérinaire de Léna DUMORTIER (lena.dumortier@vet-alfort.fr)

Matériel mis à disposition :

- 1- Cages métalliques/clapiers numérotées à utiliser en priorité
- 2- Cages amovibles adaptées aux hérissons et numérotées à utiliser lorsque toutes les cages métalliques/clapiers sont occupés
- 3- Une table
- 4- Une balance de pesée posée sur la table
- 5- Une boîte de pesée
- 6- Des paires de gants de protection pour manipuler les animaux
- 7- Provision de croquettes chats adultes (seau avec couvercle)
- 8- Provision de litière : copeaux
- 9- Provision de paille : à réserver exclusivement pour la confection du nid
- 10- Stock de récipients/gamelle pour abreuvement et distribution de nourriture
- 11- Poubelle à déchets
- 12- 2 thermomètres mini-maxi : un placé à l'extérieur à côté de la porte ($T^{\circ} e$) et un placé ($T^{\circ} i$) sur la table
- 13- Un stock de feuilles de suivi hebdomadaire démarrant le lundi
- 14- Un cahier de bord posé sur la table et un stylo
- 15- Du ruban adhésif de couleur jaune et de couleur rouge
- 16- Du matériel de nettoyage (pelle à litière)

Contexte de réalisation :

- Le personnel affecté en secteur réhabilitation doit avoir reçu des consignes précises concernant cette procédure et s'engage à les respecter
- Horaire : après-midi (14-17h)
- Sauf indication contraire ne placer qu'un seul hérisson par cage ou clapier
Une semaine de suivi démarre le lundi et se termine le dimanche suivant.

PROCEDURE DETAILLEE

Préambule : chaque ligne de la fiche de suivi hebdomadaire correspond à un clapier/cage occupé ou non par un hérisson.

9. Indiquez la date du jour correspondant sur la première ligne LUNDI /
10. Relevez les températures minimales et maximales sur le thermomètre extérieur et notez-les dans la case T^e Min Max.
11. Remettez le thermomètre extérieur à 0 en appuyant sur le bouton
12. Relevez les températures minimales et maximales sur le thermomètre intérieur et notez-les dans la case Tⁱ Min Max.
13. Remettez le thermomètre intérieur à 0 en appuyant sur le bouton

Gestion individuelle des animaux

- 1- Le numéro de dossier CEDAF de l'animal hébergé dans le clapier/cage N° correspondant est noté dans la colonne N° dossier CEDAF sous la supervision d'un responsable (encadrant ou moniteur) seul habilité à décider du déplacement des animaux.
Notez toute anomalie dans le cahier de bord ou contactez un responsable.
- 2- Pesez uniquement les hérissons actifs (« réveillés ») et au maximum une seule fois par semaine (lundi -> dimanche) avec des gants et un carton de pesée. Notez la date et le poids correspondant (en g) sur la fiche de suivi hebdomadaire. Profitez de chaque pesée pour nettoyer systématiquement la cage ou le clapier

N°	Date	Poids
01	13/10	565

- 3- Nourrissez les hérissons :

- Les lundis : jetez systématiquement la nourriture de tous les hérissons (actifs ou non) après avoir pesé et enregistré les restes (en g) sur la fiche de suivi hebdomadaire. Remplir la gamelle (propre) avec Z g de croquettes en fonction de la marque apposée sur le clapier/cage (pas de marque, marques jaunes ou rouges)

Aucune marque*	Marque jaune*	Marque rouge*
Z = 30 g	Z = 40 g	Z = 50 g

*Sur la cage ou le clapier

N°	ALIM	
	Restes	Ajouts
01	27	Z

- Les autres jours : pesez et enregistrez les restes (en g) de nourriture de tous les hérissons (actifs ou non) sur la fiche de suivi hebdomadaire. Rajoutez si nécessaire aux restes consommables une quantité de croquettes pour atteindre Z dans la gamelle (propre).

N°	ALIM	
	Restes	Ajouts
01	12	Z-12

- Si la gamelle est souillée ou renversée : notez J (pour « jeté » dans la case restes) et ajouter Z g de croquettes en fonction de la marque apposée sur le clapier/cage (pas de marque, marques jaunes ou rouges)

N°	ALIM	
	Restes	Ajouts
01	J	Z

- 4- Changez l'eau (réciipient propre/nettoyé) de tous les hérissons (actifs ou non) quotidiennement.
- 5- Si la cage est souillée par des déjections (urine, excréments) : cochez la case « F » pour fèces et nettoyez la zone souillée même si le hérisson n'est pas actif.
- 6- Si vous constatez que l'animal est actif hors de son nid, cochez la case « A ».

N°	ALIM		F	A
	Restes	Ajouts		
01	J	Z	X	
02	5	Z-5		X

- 7- Complétez systématiquement le cahier de bord

- Si rien de notable n'est constaté : datez, inscrivez votre nom et prénom et ajoutez la mention « RAS »
- Tout mouvement d'animal (entrée/sortie) doit être notifié sous la responsabilité d'un encadrant en précisant n° de clapier/cage et n°CEDAF et en complétant la fiche de suivi hebdomadaire chaque fois que c'est nécessaire.
- Notez tout incident concernant les animaux (toux, fèces anormales, comportement inhabituel...) ou les installations. En cas d'urgence allez chercher un responsable.

A COMPLETER TOUS LES JOURS			
Date	N°clapier/N° CEDAF	NOTIFICATION "RAS", déplacement d'animaux, anomalies constatées sur les animaux, incidents divers....	Nom Prénom
13/12	18-4864 (cage N°32)	fèces vertes et glaireuses, tousse	MACHIN Jean
14/12	18-5200 18-4864 (cage N°32)	Croquettes moisies hérisson placé dans cage N°002 remonté en infirmerie	TRUC Alain (moniteur)
15/12		RAS	BIDULE Pierrette

Annexe 3



PROCEDURE TECHNIQUE N°001 (PT-001) GESTION DES HERISSONS EN HIBERNATION

Objet :

- 1- Assurer un suivi quotidien des animaux hébergés dans ce secteur
- 2- Enregistrer des données qui seront exploitées dans le cadre de la thèse de doctorat vétérinaire de Léna DUMORTIER (lena.dumortier@vet-alfort.fr)

Matériel mis à disposition :

- 1- Cages métalliques/clapiers numérotées à utiliser en priorité
- 2- Cages amovibles adaptées aux hérissons et numérotées à utiliser lorsque toutes les cages métalliques/clapiers sont occupés
- 3- Une table
- 4- Une balance de pesée posée sur la table
- 5- Une boîte de pesée
- 6- Des paires de gants de protection pour manipuler les animaux
- 7- Provision de croquettes chats adultes (seau avec couvercle)
- 8- Provision de litière : copeaux /paille
- 9- Provision de paille : à réserver exclusivement pour la confection du nid
- 10- Stock de récipients/gamelle pour abreuvement et distribution de nourriture
- 11- Poubelle à déchets
- 12- 2 thermomètres mini-maxi : un placé à l'extérieur à côté de la porte (T° e) et un placé (T° i) sur la table
- 13- Un stock de feuilles de suivi hebdomadaire démarrant le lundi
- 14- Un cahier de bord posé sur la table et un stylo
- 15- Du ruban adhésif de couleur jaune et de couleur rouge
- 16- Du matériel de nettoyage (pelle à litière)
- 17- Radiateur(s)

Contexte de réalisation :

- Le personnel affecté en secteur réhabilitation doit avoir reçu des consignes précises concernant cette procédure et s'engage à les respecter
- Horaire : après-midi (14-17h)
- Sauf indication contraire ne placer qu'un seul hérisson par cage ou clapier - Une semaine de suivi démarre le lundi et se termine le dimanche suivant.

PROCEDURE DETAILLEE

Préambule : chaque ligne de la fiche de suivi hebdomadaire correspond à un clapier/cage occupé ou non par un hérisson.

- 1- Indiquez la date du jour correspondant sur la première ligne LUNDI /
- 2- Relevez les températures minimales et maximales sur le thermomètre extérieur et notez-les dans la case T^e Min Max.
- 3- Remettez le thermomètre extérieur à 0 en appuyant sur le bouton
- 4- Relevez les températures minimales et maximales sur le thermomètre intérieur et notez-les dans la case Tⁱ Min Max.
- 5- Mettre en route le(s) radiateur(s) si la température intérieure minimale est inférieure à 10°C
- 6- Remettez le thermomètre intérieur à 0 en appuyant sur le bouton

Gestion individuelle des animaux

- 1- Le numéro de dossier CEDAF de l'animal hébergé dans le clapier/cage N° correspondant est noté dans la colonne N° dossier CEDAF sous la supervision d'un responsable (encadrant ou moniteur) seul habilité à décider du déplacement des animaux.
Notez toute anomalie dans le cahier de bord et contactez un responsable.
- 2- Pesez la série de hérissons (actifs ou en hibernation) correspondant au jour de la semaine avec des gants et un carton de pesée.

LUNDI	Cages 01 à 12
MARDI	Cages 13 à 24
MERCREDI	Cages 25 à 36
JEUDI	Cages 37 à 48
VENDREDI	Cages 49 à 60
SAMEDI	Cages 61 à 74
DIMANCHE	Cages 75 et plus

- 3- Notez la date et le poids correspondant (en g) sur la fiche de suivi hebdomadaire. Profitez de chaque pesée pour nettoyer systématiquement la cage ou le clapier

N°	Date	Poids
01	13/10	565

- 4- Nourrissez les hérissons :

➔ Les lundis : jetez systématiquement la nourriture de tous les hérissons (actifs ou non) après avoir pesé et enregistré les restes (en g) sur la fiche de suivi hebdomadaire. Remplir la gamelle (propre) avec 50 g de croquettes chat adulte sauf pour les cages identifiée avec une marque de couleur apposée sur le clapier/cage (pas de marque, marques jaunes ou rouges)

Marque rouge*	Marque jaune*	Aucune marque*
Z = 30 g	Z = 40 g	Z = 50 g

*Sur la cage ou le clapier

N°	ALIM	
	Restes	Ajouts
01	27	Z**

** Z= 50 g sauf exception (cage marquée)

- Les autres jours: pesez et enregistrez les restes (en g) de nourriture de tous les hérissons (actifs ou non) sur la fiche de suivi hebdomadaire. Rajoutez si nécessaire aux restes consommables une quantité de croquettes pour atteindre Z dans la gamelle (propre).

N°	ALIM	
	Restes	Ajouts
01	12	Z**-12

** Z= 50 g sauf exception (cage marquée)

- Si la gamelle est souillée ou renversée : notez J (pour « jeté » dans la case **restes**) et ajouter Z g de croquettes en fonction de la marque apposée sur le clapier/cage (pas de marque, marques jaunes ou rouges)

N°	ALIM	
	Restes	Ajouts
01	J	Z**

** Z= 50 g sauf exception (cage marquée)

- 5- Changez l'eau (réciipient propre/nettoyé) de tous les hérissons (actifs ou non) quotidiennement. Attention à ne pas mettre de réciipients trop hauts pour les petits hérissons.
- 6- Si la cage est souillée par des déjections (urine, excréments): cochez la case « F » pour fèces et nettoyez la zone souillée même si le hérisson n'est pas actif. Pensez à rajouter suffisamment de paille et de copeaux pour que l'animal puisse être isolé des parois métalliques.
- 7- Si vous constatez que l'animal est actif hors de son nid, cochez la case « A ».

N°	ALIM		F	A
	Restes	Ajouts		
01	J	Z	X	
02	5	Z-5		X

- 8- Complétez systématiquement le cahier de bord

- Si rien de notable n'est constaté : datez, inscrivez votre nom et prénom et ajoutez la mention « RAS »

- ➔ Tout poids INFERIEUR à 550 g ou SUPERIEUR à 1200 g doit faire l'objet d'un signalement sur le cahier de bord avec mention du numéro de cage. Prévenir oralement un soigneur/vétérinaire dans le premier cas (**poids inférieur à 550 g**).
- ➔ Tout mouvement d'animal (entrée/sortie) doit être notifié sous la responsabilité d'un encadrant en précisant n° de clapier/cage et n°CEDAF et en complétant la fiche de suivi hebdomadaire chaque fois que c'est nécessaire.
- ➔ Notez tout incident concernant les animaux (toux, fèces anormales, comportement inhabituel...) ou les installations. En cas d'urgence allez chercher un responsable.
- ➔ Le tableau de bord est paraphé quotidiennement par un vétérinaire ou un soigneur indiquant qu'il a pris connaissance des informations enregistrées. La signature du vétérinaire à côté d'un événement signalé indique que le problème a été pris en charge.

A COMPLETER TOUS LES JOURS			
Date	N°clapier/N° CEDAF	NOTIFICATION <i>"RAS", déplacement d'animaux, anomalies constatées sur les animaux, incidents divers....</i>	Nom Prénom
13/12	18-4864 (cage N°32)	fèces vertes et glaireuses, tousse	MACHIN Jean
14/12	18-5200 18-4864 (cage N°32)	Croquettes moisies hérisson placé dans cage N°002 remonté en infirmerie	TRUC Alain (moniteur)
15/12		RAS	BIDULE Pierrette

HIBERNATION CHEZ LE HÉRISSON D'EUROPE (*ERINACEUS EUROPAEUS*) – ANALYSE DES DONNÉES COLLECTÉES DANS LE CENTRE DE SOINS AUX ANIMAUX DE LA FAUNE SAUVAGE DE L'ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE D'ALFORT (2017 – 2019)

AUTEUR : Léna DUMORTIER

RÉSUMÉ :

Le hérisson d'Europe est une espèce fréquemment admise en centre de soins en France et nécessitant une prise en charge particulière à la saison froide, par une mise en hibernation artificielle. Celle-ci diffère de l'hibernation naturelle principalement par l'absence de préparation physiologique du hérisson, des dérangements fréquents et une plus grande disponibilité alimentaire. La première partie de cette thèse dépeint l'hibernation du hérisson en général, fondée sur les connaissances accumulées sur l'espèce d'intérêt et complétées par des données pertinentes obtenues chez d'autres mammifères hibernant. Le but de la partie expérimentale a porté sur l'analyse de l'impact des caractéristiques individuelles (sexe, âge etc.) et environnementales (température par exemple) sur l'hibernation dans le cadre d'un centre de soins. L'étude de la proportion des hérissons en torpeur, de la durée d'hibernation ainsi que des phases de réveil et de torpeur et des évolutions pondérales a été réalisée sur 227 hérissons répartis sur trois saisons d'hibernation au CEDAF. Elle a permis d'étudier les effets de nombreux paramètres dont certains inédits comme l'impact de la manipulation des animaux, de l'alimentation ou de la santé sur le profil d'hibernation. Les deux premiers augmentaient l'activité tandis qu'un mauvais état de santé favorisait la torpeur. La somme de ces résultats a permis d'élaborer des recommandations pour la mise en place de l'hibernation des hérissons en centre de soins, leur alimentation, leur suivi ainsi que des gardes-fous permettant de réhospitaliser les animaux si nécessaire.

MOTS CLÉS :

HÉRISSON / HIBERNATION PHYSIOLOGIQUE / RÉVEIL / HIVER / CEDAF / CENTRE DE SOINS / TEMPÉRATURE / POIDS / PROTOCOLE

JURY :

Présidente : Pr Fanny PILOT-STORCK

Directeur de thèse : Dr Pascal ARNÉ

Examinateur : Pr Grégory JOUVION

EUROPEAN HEDGEHOG HIBERNATION (*ERINACEUS EUROPAEUS*) – ANALYSIS OF THE DATA COLLECTED AT NATIONAL VETERINARY SCHOOL OF ALFORT'S WILDLIFE RESCUE CENTRE (2017 – 2019)

AUTHOR: Léna DUMORTIER

SUMMARY:

The European hedgehog is a mammal species frequently hosted by wildlife rescue centres in France. It requires specific care measures during the cold months with an artificially induced hibernation. This differs from hibernation in the wild because of the lack of physiological readying, regular disturbances, and increased food availability. The first part of this thesis depicts the overall hibernation of the hedgehog, based on the knowledge gathered on this species and completed by relevant data from other hibernating mammal species. The experimental part aimed at analysing the influence of individual (sex, age, etc.) and environmental (e.g., ambient temperature) characteristics on hibernation in a rescue centre. Proportion of hedgehogs in a torpid state, total hibernation periods, duration of arousal or torpor events and weight variations were studied on 227 hedgehogs from three different hibernation seasons at CEDAF. This enabled to test the effects on hibernation patterns of several parameters including novel ones such as handling, feeding quantities or health. The first two increased activity levels while bad health condition promoted torpor. Guidelines for hibernation of hedgehogs in rescue centres including feeding, follow-up and safeguards for rehospitalisation if necessary were made thanks to the overall results.

KEYWORDS:

HEDGEHOG / PHYSIOLOGICAL HIBERNATION / AROUSAL / WINTER / CEDAF / WILDLIFE RESCUE CENTRE / TEMPERATURE / WEIGHT / PROTOCOL

JURY:

Chairperson: Pr Fanny PILOT-STORCK

Thesis Director: Dr Pascal ARNÉ

Reviewer: Pr Grégory JOUVION